

Aus dem Max-Planck-Institut für Hirnforschung
Neurobiologische Abteilung, Frankfurt am Main
Direktor Prof. Dr. med. R. Hassler

**Vergleichend experimentell-histologische Untersuchung
zur retinalen Repräsentation
in den primären visuellen Zentren einiger Vogelarten**

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Johann Wolfgang Goethe-Universität
zu Frankfurt am Main

Vorgelegt von
Wolfgang Hirschberger
aus Erding
Frankfurt am Main 1971

Aus dem Max-Planck-Institut für Hirnforschung
Neurobiologische Abteilung, Frankfurt am Main
Direktor Prof. Dr. med. R. Hassler

**Vergleichend experimentell-histologische Untersuchung
zur retinalen Repräsentation
in den primären visuellen Zentren einiger Vogelarten**

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Johann Wolfgang Goethe-Universität
zu Frankfurt am Main

Vorgelegt von
Wolfgang Hirschberger
aus Erding
Frankfurt am Main 1971

Gedruckt

mit Genehmigung der Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Universität Frankfurt am Main



Dekan:	Prof. Dr. H. Oelschläger
1. Gutachter:	Prof. Dr. D. Burkhardt
2. Gutachter:	Prof. Dr. K. Fiedler
Tag der mündl. Prüfung:	9. Juli 1971
Tag der Promotion:	9. Juli 1971

Inhaltsverzeichnis

	Seite
1. Einleitung	1
2. Material und Methode	5
3. Normale Histologie der primären visuellen Zentren und die zytoarchitektonischen Veränderungen nach Zerstörung der visuellen Afferenz	8
3.1 Nucleus geniculatus lateralis ventralis	8
3.11 Histologische Veränderungen nach Ex- stirpation eines Augenbulbus	12
3.2 Nucleus lateralis anterior	14
3.21 Zytoarchitektonische Veränderungen nach Exstirpation eines Augenbulbus	17
3.3 Nucleus opticus suprarotundus	17
3.31 Veränderungen nach Exstirpation eines Augenbulbus	22
3.4 Nucleus geniculatus praetectalis	23
3.41 Veränderungen nach Zerstörung eines Bulbus oculi	26
3.5 Nucleus areae praetectalis pars lateralis (Nc. opticus areae praetectalis)	27
3.51 Veränderungen nach Exstirpation eines Auges	29
3.6 Nucleus parageniculatus tecti optici	29
3.61 Veränderungen nach Extraktion eines Augenbulbus	31
3.7 Tectum opticum	32
3.71 Veränderungen im Zellbild nach Zerstörung eines Bulbus oculi	37
3.8 Nucleus opticus tegmenti	39
3.81 Veränderungen nach Exstirpation eines Bulbus oculi	40

3.9	Nucleus isthmo-opticus	41
3.91	Veränderungen nach Exstirpation eines Bulbus oculi	42
4.	Der Verlauf des Tractus opticus und die retinale Repräsentation in den primären visuellen Zentren im Degenerationsexperiment	45
4.1	Das Erscheinungsbild der degenerierenden Axone und Axonendungen in den verschiedenen Darstellungsverfahren	45
4.2	Der degenerierende Tractus opticus und seine Endverzweigung in den Terminalgebieten des ZNS	49
4.21	Die visuelle Afferenz des Nc. lateralis anterior	50
4.22	Die visuelle Afferenz des Nc. geniculatus lateralis ventralis	55
4.23	Die visuelle Afferenz des Nc. opticus suprarotundus	57
4.24	Die visuelle Afferenz des Nc. geniculatus praetectalis	64
4.25	Die visuelle Afferenz des Nc. parageniculatus tecti optici	66
4.26	Die visuelle Afferenz des Nc. areae praetectalis	68
4.27	Die visuelle Afferenz des Tectum opticum	70
4.28	Das basale optische Faserbündel	75
4.3	Beobachtungen am efferenten visuellen System und anderen accessorischen Fasern des primären visuellen Systems	77
5.	Diskussion	82
6.	Zusammenfassung	100
7.	Abbildungen	103
8.	Literaturverzeichnis	127

1.

Einleitung

Die Tatsache, daß das Verhalten der Vögel, mehr als bei den anderen Vertebraten, vom visuellen System beeinflußt und gesteuert wird, findet ihren morphologischen Ausdruck nicht nur in der enormen Vergrößerung des Rezeptorapparates, der Augen, sondern auch in dem hohen Differenzierungsgrad der primären visuellen Zentren des ZNS. Erstaunlicherweise gibt es, im Gegensatz zu den Säugern, über Vögel nur relativ wenig Veröffentlichungen, die sich auf experimentell-histologischer Grundlage mit der retinalen Projektion zu den primären visuellen Zentren des ZNS beschäftigen.

Über die Ergebnisse weiter zurückliegender Arbeiten zu diesem Thema, die meist auf Untersuchungen von normalem Hirnmaterial oder von Marchi-Degenerationen beruhen, geben die zusammenfassenden Veröffentlichungen von HUBER und CROSBY (1929), ARIENS KAPPERS, HUBER und CROSBY (1936) sowie POLYAK (1957) ausführlich Auskunft. Von Interesse ist die Feststellung POLYAKs, daß bei der Taube zwar eine totale Kreuzung der retinalen Afferenzen im Chiasma opticum stattfindet, daß aber danach ein kleiner Teil dieser Fasern rückkreuzend in ipsilaterale Zentren des Zwischenhirns eindringen würde. Diese Feststellung von POLYAK dürfte wohl einmalig sein. Sie findet auch keine Bestätigung durch die experimentell-histologischen Untersuchungen von COWAN, ADAMSON und POWELL (1961), die die visuellen Afferenzen bei der Taube mit verschiedenen Silberimprägnationsverfahren untersuchten. Trotz unterschiedlich langer Degenerationszeiten finden sie, daß alle afferenten Fasern zu den kontralateralen visuellen Zentren des Zwischen- und Mittelhirns ziehen. Die von diesen Autoren festgelegten Endigungsgebiete sind im Zwischenhirn der Nc. lateralis anterior, der Nc. genicu-

latus lateralis, der Nc. externus und der Nc. superficialis synencephali und im Mittelhirn neben dem Tectum opticum als Hauptzentrum, noch das sog. tectal grey und der Nc. ectomammillaris. Aufgrund retrograder Zellveränderungen im Nc. isthmo-opticus bestätigen sie die schon von PERLIA (1889) und WALLENBERG (1898) festgestellte efferente Natur des Tr. isthmo-opticus, der in diesem Kern seinen Ursprung hat. In einer weiteren Veröffentlichung berichten COWAN und POWELL (1963) dann, daß die Fasern des Tr. isthmo-opticus im Chiasma total kreuzen und in der inneren Körnerschicht der Retina, in der Umgebung der amacrinen Zellen enden. DOWLING und COWAN (1966) bestätigen und erweitern diese Befunde in einer elektronenmikroskopischen Untersuchung, worin sie zu der Feststellung gelangen, daß ein Teil der degen. Boutons anscheinend in Kontakt mit den basalen Abschnitten der amacrinen Zellen liegt, während ein anderer Teil der efferenten Fasern tiefer in die innere Körnerschicht eindringt und dort einen axosomatischen Kontakt mit einer anderen Zellart eingeht, die möglicherweise Cajals Assoziationszellen entspricht.

Ebenfalls 1966 veröffentlichten MC. GILL, POWELL und COWAN die Resultate ihrer Untersuchungen an der Taube über die Repräsentation einzelner Retinaquadranten im Tectum opticum und die Repräsentation dieser tectalen Abschnitte im Nc. isthmo-opticus. Die Ergebnisse wurden mit Hilfe der Nauta-Methode gewonnen und hiernach sollen die oberen retinalen Quadranten im unteren Tectumgebiet und die vorderen retinalen Quadranten im hinteren Tectumgebiet repräsentiert sein. Ebenso existiert nach diesen Autoren eine topographisch genau definierbare Korrelation zwischen den tectalen Abschnitten und dem Nc. isthmo-opticus. Wie die genannten Autoren in einer weiteren Publikation feststellen, projiziert der Nc.

isthmo-opticus seinerseits ebenfalls in geordneter Verteilung zur Retina und zwar so, daß die laterale Hälfte des Kerns ihre Fasern zu den nasalen Quadranten und die obere Hälfte des Kerns ihre Axone zu den oberen Quadranten der Retina senden.

Fast alle experimentell histologischen Untersuchungen über das primäre visuelle System der Vögel beschränken sich mit wenigen Ausnahmen, wie die von KARTEN und NAUTA (1968) und HARTWIG (1970), auf die Taube als Untersuchungsobjekt. Zweifellos wird dadurch die Neigung verstärkt, die vorwiegend an einer Art erhobenen Befunde generalisierend als verbindlich für die ganze Klasse anzusehen. Kein geringerer als EDINGER stellte jedoch bereits 1905 fest, daß das Gehirn einer Taube von dem eines Papageien ebenso verschieden sei, wie das des Kaninchens vom Affen. In eindrucksvoller Weise wurde diese, auf großer Formenkenntnis beruhende Ansicht EDINGERS dann bestätigt durch die qualitativen und quantitativen Untersuchungen von PORTMANN und STINGELIN über das Problem der Cerebralisation bei den Vögeln.

Für die zum Teil recht beachtliche Mannigfaltigkeit im Hirnbau der Vögel, sind sowohl phylogenetische als auch funktionelle Faktoren von ausschlaggebender Bedeutung. Allerdings kann es im Einzelfalle schwierig sein, zu entscheiden, welcher dieser Faktoren ausschlaggebend für die Strukturveränderung ist.

Für einige Zentren des primären visuellen Systems nachaktiver Eulen wies ich bereits 1966 und 1967 auf zum Teil beträchtliche morphologische Unterschiede zu den homologen Zentren der tagaktiven Vögel hin. Vor allem der Nc. opticus suprarotundus, von dem ich allerdings damals noch annahm, daß er mit dem Nc. lateralis anterior

verschmolzen sei, zeigt bei diesen Eulen eine sehr starke Hypertrophie und ist zugleich weit rostrad vorgezogen.

Beobachtungen dieser und ähnlicher Art lassen daher eine vergleichende Untersuchung des primären visuellen Systems der Vögel notwendig erscheinen. Die außerordentliche Formenfülle dieser Vertebratenklasse, sowie die zum Teil recht erheblichen Beschaffungsschwierigkeiten einer für experimentelle Zwecke ausreichenden Anzahl von charakteristischen Vertretern der einzelnen Ordnungen zwingen zu einer Beschränkung des Untersuchungsmaterials auf einige wenige Gruppen. Von den ausgewählten Arten stehen die Vertreter der Galliformes als Nestflüchter auf einer relativ niederen phylogenetischen Rangstufe, während die Vertreter der Strigiformes, der Psittaciformes und der Passeriformes als Nesthocker zum Teil recht hohe Evolutionsstufen repräsentieren. Die beiden Arten der Strigiformes, die zur Untersuchung vorliegen, repräsentieren zugleich die beiden großen Eulenfamilien der Tytonidae und der Strigidae, die nach neuerer Auffassung (C.KÖNIG 1969) phylogenetisch relativ weit voneinander entfernt sein sollen.

2.

Material und Methode

Für den experimentellen Teil dieser vergleichenden Untersuchung wurden acht Vogelarten, die vier verschiedenen Ordnungen angehören, herangezogen. Siebzehn Wellensittiche (*Melopsittacus undulatus*) als Vertreter der Psittaciformes, sechs Bandfinken (*Amadina fasciata*) und sechs Zebrafinken (*Taeniopygia guttata*) aus der Familie der Ploceidae als Vertreter der Passeriformes, 23 Haushühner (*Gallus gallus domesticus*) der Rasse Weiße Leghorn und Zwerg-Orpington, vier Wachteln (*Coturnix coturnix*) und drei Chinesische Zwergwachteln (*Excalfactoria chinensis*) aus der Familie der Phasianidae, als Angehörige der Galliformes, sowie eine Schleiereule (*Tyto alba*) aus der Familie der Tytonidae und drei Waldkäuze (*Strix aluco*), die der Familie der Strigidae angehören, als Repräsentanten der Strigiformes.

Zur Unterbrechung der Faserkontinuität des N. opticus wurde unter Äther- oder Nembuthal-Narkose entweder ein Augenbulbus, meist der linke, exstirpiert oder die vordere Polkappe eines Auges gekappt, Linse und Glaskörper entfernt und die Retina mit einer 20 %-igen Eisen-3-chloridlösung zerstört. Bei drei Wellensittichen und zehn Hühnern erfolgte nur eine partielle Retinazerstörung entweder durch Elektrokoagulation oder durch einen einfachen Einstich mit einer Nadel.

Nach entsprechenden Überlebenszeiten, die zwischen 4 und 111 Tagen lagen, wurden die Tiere durch eine Überdosis von Nembutal, Chloroform oder Numal getötet und auf dem Gefäßweg mit 5 %-iger Formaldehydlösung durchspült. Anschließend wurden die Gehirne in eine 10 %-ige Formaldehydlösung eingelegt oder entsprechend der beabsichtigten Färbung in Bouinschem Gemisch oder in spezielle Lösungen

für die Marchi-Methode überführt. Gelegentlich wurden Tiere auch nur dekapitiert und die Gehirne in 10 %-ige Formaldehydlösung gebracht.

Zur Darstellung der degenerierenden Axone wurde die Methode von NAUTA (1957) sowie ihre Modifikation von FINK und HEIMER (1967) angewendet. Die Darstellung der degen. Markscheiden erfolgte mit Hilfe der Methode von BUSCH (1898) und der original MARCHI-Methode, die dahingehend abgewandelt wurde, daß die Gehirne erst in Formol durchspült und anschließend in einer Formol-Bichromat-Mischung nachfixiert wurden. Die Weiterbehandlung erfolgte dann nach dem bekannten Verfahren von MARCHI. Eingebettet wurden diese Gehirne in Cedukol. Verschiedentlich wurden die großen degenerierenden Markfaserstränge durch einfache Markscheidenfärbungen, wie die von BACSICH oder WOELKE am Paraffinschnitt dargestellt.

Die Modifikation der Stückimprägnation von BIELSCHOWSKY nach AGDUHR (1930) wurde bevorzugt zur Darstellung degenerierender Boutons angewendet, da sie ähnlich wie die ebenfalls verwendete Methode von BODIAN, die Anfertigung lückenloser Paraffinserien gestattet. Es ist empfehlenswert, für das Verfahren von AGDUHR die Fixationszeit in Formol auf einige Wochen auszudehnen. Nach der Vergoldung der nach AGDUHR imprägnierten Schnitte erfolgte meist eine Gegenfärbung mit Kresylechtviolett, da dadurch auch an den Silberschnitten Aussagen über retrograde Zellveränderungen möglich werden.

Unabhängig davon wurden zur Darstellung retrograder Zellreaktionen oder eventueller transneuronaler Degenerationserscheinungen noch Paraffinserien oder einzelne Paraffin- und Gefrierschnitte mit 0,1 %-iger angesäuerter Kresylechtviolettlösung gefärbt.

Die Gehirne der kleineren Vogelarten wurden meist in lückenlose Serien zerlegt und gefärbt, während die Schnitte der größeren Gehirne in Zweier- oder Fünferabständen aufgezogen wurden. Gelegentlich wurden auch die Schnitte einer Serie alternierend nach zwei verschiedenen Methoden gefärbt. Die 21 Golgiserien, die noch zur Erhärtung und Erweiterung der Befunde herangezogen wurden, sind teils nach der Sublimatmethode von RAMON-MOLINER (1958) und teilweise nach dem Bichromatverfahren von DAVENPORT und COMBS (1954) imprägniert. Darunter sind 8 Hühnergehirne, meist von Küken, 4 Zebrafinkengehirne und 4 Bandfinkengehirne sowie die Gehirne von 4 Wellensittichen.

Darüberhinaus wurden für diese Untersuchung noch Serien normaler Gehirne von 5 Hühnern, 1 Wellensittich, 1 Zebrafinken, 2 Feldsperlinge, 1 Zwergwachtel sowie 2 Waldkäuze mit ausgewertet. Diese Serien wurden zum Teil mit Kresylechtviolett allein oder in Kombination mit der Woelkeschen Markscheidenfärbung und zum Teil mit der Markscheidenfärbung nach Bacsich in Verbindung mit Karbolfuchsin angefärbt. Die Hirnserie vom Wellensittich wurde nach dem Verfahren von Klüver und Barrera behandelt.

3.

Normale Histologie der primären visuellen Zentren
und die zytoarchitektonischen Veränderungen nach
Zerstörung der visuellen Afferenz

Primäre visuelle Zentren, d. h. Zentren, die in unmittelbarem Faserkontakt mit der Retina stehen, finden sich im Gehirn der Vögel sowohl im Diencephalon als auch im Mesencephalon. Ihre histologische Differenzierung und zum Teil auch ihre Lagebeziehung zu anderen Kernen kann zwischen den einzelnen Gruppen manchmal nicht unerheblich differieren. Eine kurze Besprechung der vergleichenden Histologie und Topographie scheint daher zum besseren Verständnis des primären visuellen Systems der Vögel angebracht. Im Zusammenhang damit sollen auch die Befunde angeführt werden, die sich nach einer Augenexstirpation im Zellbild ergeben.

Als diencephale Zentren finden sich der Nc. geniculatus lateralis ventralis, der Nc. lateralis anterior, das von mir als Nc. opticus suprarotundus bezeichnete Kerngebiet, der Nc. geniculatus praetectalis, den KUHLENBECK als dorsales Geniculum auffaßt, sowie ein weiteres Zellgebiet im Bereich des Nc. areae praetectalis.

Der Nc. parageniculatus tecti optici ist nach KUHLENBECK tectalen Ursprunges und damit zu den mesencephalen Zentren zu rechnen. Hierzu gehören neben dem Tectum opticum noch der Nc. opticus tegmenti und der Nc. isthmo-opticus.

3.1. Nucleus geniculatus lateralis ventralis

Das ventrale Geniculatum ist seit langem bei den Vögeln unter verschiedenen Bezeichnungen als visuelles Znetrum bekannt. Der Kern befindet sich bei den von mir unter-

suchten Arten in ähnlicher Position wie sie von HUBER und CROSBY für den Haussperling und von KUHLENBECK (1937) für das Huhn beschrieben wurde. Nur bei den Eulen tritt die rostrale Spitze erst auf der Höhe des occipitalen Endes des Nc. lateralis anterior in Erscheinung. Diese Abweichung ist bei den Eulen zum einen Teil durch die Rostralverschiebung des Nc. opticus suprarotundus und des Nc. lateralis anterior bedingt und zum anderen Teil beruht sie auf einer Längenverkürzung dieses Kerns, dessen occipitales Ende weiter rostral liegt als bei den Tagvögeln.

Auf Querschnitten zeigt der Kern meist die Form eines verbreiterten linsenförmigen Körpers, der sich rostral und occipital verjüngt. Die mehr konvexe Seite ist dem Tr. opt. margin. zugewendet (Abb. 6, 7 und 17). Bei den beiden Eulenarten ist die Breitenausdehnung des Kernes erheblich geringer, während die Krümmung der dorsalen Zellplatte größer ist als bei den Tagvögeln (Abb. 8).

Zytoarchitektonisch ist das ventrale Geniculatum in drei Schichten aufgegliedert und zwar einer einschichtigen äußeren Zelllamelle, der dicken Neuropilzone und einer inneren Zellschicht. Die äußere Zellschicht ist meines Wissens bisher nie abgegrenzt worden, was wahrscheinlich dadurch bedingt ist, daß sie bei vielen Formen nicht oder nur schwach erkennbar ist. Bei manchen Vogelarten, z.B. beim Hausrotschwanz, ist sie jedoch sehr deutlich zu sehen. Sie liegt dem Tr. opt. marginalis diencephali unmittelbar an, wobei manchmal ihre kleinen Zellen noch zwischen die inneren Fasern des Tracts zu liegen kommen (Abb. 6 und 23). Die Lamina cellularis externa ist bei den beiden Vertretern der Passeriformes bedeutend besser entwickelt als beim Wellensittich, bei dem sie sich meist nur als diskontinuierliche Häufung von Zellen manifestiert (Abb. 23). Bei den Hühnervögeln läßt sich keine eigent-

liche Lamina cell. ext. feststellen. Nur eine gelegentliche Häufung von Zellen im Grenzbereich von Neuropil und Tr. opt., mit der Neigung zur laminären Anordnung, läßt die Bereitschaft zur Bildung einer solchen Schicht erkennen (Abb. 7). Ebenso wie bei den Passeriformes und dem Wellensittich zeigen auch bei den Galli die länglichen Zellformen dieser Region die Tendenz, sich parallel zu den Fasern des Tr. opt. zu orientieren, während dieselben Typen im Neuropil mit ihrer Längsachse meist senkrecht zu den Fasern des Tr. opt. stehen. Bei den Eulen ist keine Andeutung einer Lamina cell. ext. zu erkennen (Abb. 8).

In Golgipräparaten von Bandfinken und Hühnern kann man beobachten, daß die Dendriten der kleinen Zellen der äußeren Lamelle in das Neuropil eintauchen und sich dort verzweigen, während ihre Axone sich dem Tr. opt. marginalis anschließen und in Richtung Tectum opt. oder in Richtung Chiasma streben (Abb. 9 und 10).

Die Neuropilzone, die bei allen Formen die Hauptmasse des ventralen Geniculatum ausmacht, ist von mittelgroßen bis kleinen Zellen, die locker verteilt sind, durchsetzt (Abb. 7, 8, 9 und 10). Im lateralen Teil, vor allem im hinteren Abschnitt, finden sich mit Ausnahme der Eulen häufig größere Zellformen, während gegen den medialen Rand zu die kleinen Typen überwiegen. Die Zellen sind meist multipolar und zum Teil etwas langgestreckt. Ausgesprochene Spindelformen findet man ebenfalls. Mit ihrer Hauptachse sind die Zellen, wie Golgipräparate deutlich zeigen, meist senkrecht zur Verlaufsrichtung des Tr. opt. orientiert. Einige davon nehmen jedoch eine horizontale Lage ein und überdecken mit ihren Fortsätzen ein relativ weites Gebiet des Neuropils. Sie können daher mit Fasern aus verschiedenen Retinaquadranten zugleich in Verbindung treten.

Die dorsale (oder innere) Zellschicht (Abb. 6, 7, 8 und 23) ist bei allen untersuchten Arten vorhanden. Unterschiede zeigen sich nur in der Dicke der Schicht und der Dichte der Zellpackung, wobei allgemein der Zellbestand im medialen Randgebiet der Zellplatte am stärksten aufgelockert ist, während in der Mitte und zum Teil auch lateral die Zellen zahlreicher sind und dichter gepackt stehen. Am dichtesten ist der Zellbestand bei den Galli und den Passeriformes. Beim Wellensittich stehen die Zellen lockerer. Am geringsten ist die Zelldichte in dieser Schicht zweifellos bei den Eulen. Die Zellen und Zellgruppen sind bei diesen Tieren von relativ weiten Zwischenräumen getrennt.

Die Zellen der Lamina cellularis interna sind von ähnlichem Typus wie die der Neuropilzone. Im medialen Randgebiet überwiegen die kleinen Formen, während die mittelgroßen in der Mitte und im lateralen Randgebiet vorherrschen. Weniger deutlich ist diese Zellverteilung bei den Eulen zu beobachten.

Wie Golgipräparate von Hühner-, Bandfinken- und Zebrafinkengehirnen zeigen, sind auch die Zellen dieser Schicht häufig mit ihrer Hauptachse senkrecht zum Tr. opticus margin. orientiert. Die größeren Dendritenbäume dieser Zellen tauchen in die Neuropilschicht ein, während die kleineren Dendriten in der Lamina cell. int. verbleiben. Manche Zellen schicken auch ihre Dendriten in dorsaler Richtung über die zytoarchitektonische Grenze des Kernes hinaus (Abb. 11, 12 und 13). Mit welchen Fasern sie hier Kontakt aufnehmen, geht aus den vorliegenden Präparaten nicht hervor.

3.11 H i s t o l o g i s c h e V e r ä n d e r u n g e n n a c h E x s t i r p a t i o n e i n e s A u g e n b u l b u s

Bei Bandfinken betrug die längste Überlebenszeit nach der Exstirpation eines Auges 14 Tage. Signifikante Veränderungen können weder an den Neuronen noch an der Glia oder dem Volumen des Neuropils festgestellt werden.

Bei den Wellensittichen waren die Überlebenszeiten erheblich länger. Auch hier lassen sich in den frühen Stadien keine Veränderungen im Zellbild feststellen. Erst bei einem Tier mit 47 Tagen Überlebenszeit zeigen die Neurone des kontralateralen Kernes eine blässere Abfärbung mit Kresylechtviolett als die des ipsilateralen Kernes. Reaktionen der Glia sind im Kern nicht zu beobachten, wohl aber im Tr. opt. marginalis, wo viele gemästete Zellformen vorkommen. Bei einem Tier mit 111 Tagen Überlebenszeit sind häufig im kontralateralen Kern Neurone zu beobachten, die den Eindruck der Schrumpfung vermitteln. Die Nisslschollen sind verklumpt und der Zelleib ist dunkel gefärbt. Kernpyknosen lassen sich jedoch nur spärlich feststellen. Diese veränderten Zellen liegen meist im Neuropil oder in der Lamina cell. externa. In der äußeren Zellschicht findet man manchmal auch pyknotisch veränderte Kerne. Ebenso kann man hier Zellen mit wabig, schaumig aufgelockertem Zytoplasma beobachten. Das Neuropil des kontralateralen Kernes erweckt, vor allem in den tractusnahen Bezirken, den Eindruck des Status spongiosus. Eine Volumenverminderung ist nicht mit Sicherheit festzustellen. Im Tr. opticus findet man eine starke Vermehrung von Gliazellkernen. Bemerkenswerterweise lassen sich in der Lamina cell. int. kaum Zellveränderungen feststellen.

Bei dem Hühnermaterial handelt es sich ausschließlich um Küken, denen im Alter von 2 bis 4 Tagen jeweils ein Auge entfernt wurde. Bekanntlich treten bei Neugeborenen nach Faserbahnzerstörung sehr schnell retrograde und trans-neuronale Veränderungen an den Zellen auf, die meist jedoch etwas anders verlaufen als bei adulten Tieren.

Bei einem viertägigen Küken, das die Operation 11 Tage überlebte, finden sich noch keine signifikanten Zellveränderungen im kontralateralen Kern. Das Neuropil hingegen zeigt einen zwar geringen, aber deutlichen Substanzverlust gegenüber dem ipsilateralen Kern.

Bei einem Tier mit 20 Tagen Überlebenszeit sind die Zellen des kontralat. Kernes im Kresylpräparat etwas abgeblaßt. Ebenso zeigt das Neuropil einen leichten Substanzverlust. Ein Küken mit 41 Tagen Überlebenszeit zeigt einen stärkeren Schwund der Neuropilsubstanz des kontralateralen Kernes und zwar sowohl in dorsoventraler als auch in rostro-occipitaler Richtung, was zu einer Längenverkürzung des Kernes sowie zu einer relativ starken Verdichtung der Zellpopulation im Neuropil führt (Abb. 14A und 14B). Leichte Schrumpfungerscheinungen kann man vor allem an den Zellen im Gebiet der Lamina cell. ext. feststellen. Am bemerkenswertesten erscheint mir jedoch, daß viele Zellen des Neuropils ihre vertikale Orientierung zum Tr. opt. margin. aufgegeben haben und mehr oder weniger parallel zur Verlaufsrichtung des bereits atrophierten Tr. opt. liegen. Da die Zellveränderungen allenthalben nur leichter Natur sind und sich keine Zelluntergänge verbunden mit einer Neuronophagie beobachten lassen, kann man annehmen, daß das ventrale Geniculatum noch Afferenzen von anderen Gebieten des Gehirns erhält.

3.2. Nucleus lateralis anterior

Dieser von EDINGER und WALLENBERG (1899) erstmals beschriebene Kern findet sich bei allen untersuchten Vogelarten. Außer bei den Eulen ist er das am weitesten rostral gelegene primäre visuelle Zentrum des dorsalen Thalamus. Nach KUHLENBECK (1937) soll er seiner Anlage nach ein Bestandteil des dorsalen Thalamus sein, der sich beim Hühnchen aus derselben embryonalen Zellformation entwickelt wie der von diesem Autor als Corpus geniculatum lateralis bezeichnete Kern. KUHLENBECK meint daher, daß man den Nc. lat. ant., falls er Verbindung mit den Fasern des Tr. opt. habe, als Pars rostralis des dorso-lateralen Geniculatum bezeichnen solle. Bei den von mir untersuchten adulten Tieren der verschiedenen Gruppen läßt sich zwar immer eine Verbindung des Nc. lat. ant. mit den Fasern des Tr. opt. nachweisen, aber eine engere Beziehung zu dem oben genannten und von mir als praectectales Geniculatum bezeichneten Kern fehlt. Hingegen bestehen bei einigen Arten engere topographische Beziehungen zu dem später noch zu beschreibenden Nc. opticus suprarotundus. Man sollte daher den Namen Nc. lat. ant. beibehalten bis auch bei anderen Vogelarten der ontogenetische Zusammenhang der Kerne aufgeklärt ist.

Meine früheren Ausführungen über den Nc. lat. ant. der Eulen (HIRSCHBERGER 1966-67) sind inzwischen aufgrund des neuen Materials und nochmaligen Studiums der Präparate revisionsbedürftig geworden. Wie noch näher auszuführen sein wird, ist der von mir damals als Nc. lat. ant. bezeichnete Kern, den ich als Verschmelzungsprodukt des Nc. lat. ant. und des Nc. opticus suprarotundus der Tagvögel deutete, zum überwiegenden Teil dem Nc. opticus suprarotundus der Tagvögel homolog. Dagegen ist eine kleinzellige und relativ lockere Zellgruppe, rostral vom ventralen Geniculatum, deren richtige Deutung erst durch

neues Hirnmateriel von Eulen und vor allem durch ein Schleiereulengehirn ermöglicht wurde, als der eigentliche Nc. lat. ant. der Eulen anzusehen (Abb. 4). Bei den Tagvogelarten beginnt die rostrale Spitze des Nc. lat. ant. zwar ebenfalls vor der des ventralen Geniculatum, aber seine Hauptmasse liegt lateral und dorsolateral von dessen vorderem Abschnitt, während bei den Eulen nur noch das occipitale Ende des Kernes an das ventrale Geniculatum angrenzt. Ventral liegt bei den Eulen, wie bei den Tagvögeln, der Tr. opt. margin. diencephali, der bei den letzteren zum Teil auch noch die laterale Seite des Kernes umfaßt. Dorsolateral wird der Nc. lat. ant. bei den Eulen von dem mächtig entwickelten und weit rostral vorgezogenen Nc. opticus suprarotundus begrenzt, der bei den Tagvögeln erheblich weiter hinten liegt. Mit dem occipitalen Ende grenzt der Nc. lateralis ant. der Tagvögel an die rostrale Spitze des Nc. rotundus, während bei den Eulen zwischen diesen beiden Kernen keine topographischen Beziehungen bestehen. Dorsal und medial vom Nc. lat. ant. verlaufen bei den Eulen die rostralen Fasern des bei diesen Tieren sehr ausgedehnten supraoptischen Kommissurensystems, das bei den Tagvögeln weiter caudal liegt.

Bei den Vertretern der Passeriformes und beim Wellensittich ist der Kern rundlich oval (Abb. 1). Eine Randzone mit dichter stehenden Zellen umgibt mit Ausnahme der Seite, die dem Tr. opt. anliegt, das Kerninnere. Überwiegend findet man kleine und mittelgroße Zellen, gestreckt oder rundlich und meist multipolar. Verschiedentlich kommen, vor allem im locker strukturierten Inneren des Kernes, etwas größere Typen mit mehr Nisslsubstanz im Perikaryon vor. Sie sind beim Zebrafinken etwas häufiger als beim Bandfinken oder dem Wellensittich. Die marginale Zellzone ist bei einigen Wellensittichen und Bandfinken lateral etwas verdickt und man hat den Eindruck, daß eine Zellbrücke zu dem weiter occipital und dorsal gelegenen Nc. opt.

suprarotundus sich bildet.

Wie die Golgipräparate von Wellensittichen und Bandfinken zeigen, ist das Dendritenausbreitungsfeld überwiegend auf das Kerninnere beschränkt (Abb. 5). Auch die Zellen der marginalen Zellzone schicken ihre Dendriten ins Kerninnere, das dadurch mehr den Charakter eines Neuropils erhält. Gelegentlich kann man in Golgipräparaten auch Axone beobachten, die aus dem Tr. septomesencephalicus kommend in den Nc. lat. ant. eindringen und sich dort zu Endbäumchen aufsplittern.

Bei den Hühnervögeln, die von den untersuchten Arten in der Cerebralisationsstufe nach PORTMANN (1946-47) am tiefsten stehen, ist der Nc. lat. ant. relativ groß (Abb. 2 und 3). Seine dichte, länglich ovale Neuropilmasse tritt am deutlichsten in Silberpräparaten hervor. Mit Ausnahme des dem Tr. opt. benachbarten Abschnittes ist eine relativ dünne marginale Zellzone zu erkennen, die rostral und ventromedial zur Zellkappe verstärkt ist (Abb. 3). Kleine und mittelgroße Zellen sind locker in die dichte Neuropilsubstanz eingefügt. Häufiger als bei den anderen Formen finden sich etwas größere Zelltypen mit nisslsubstanzreicherem Perikaryon. Die langgestreckten Zelltypen sind häufig mit ihrer Hauptachse senkrecht zu den Fasern des Tr. opt. ausgerichtet. Bei den Eulen ist die Verteilung der Zellen im Neuropil relativ locker und unregelmäßig. Manchmal sind sie zu kleinen Grüppchen formiert. Der kleine Zelltypus mit wenig Plasma überwiegt. Jedoch kann man auch mittelgroße Formen mit ausgedehnterem Perikaryon finden, die vor allem im Grenzbereich zum Nc. opticus suprarotundus zu liegen kommen. Beim Waldkauz ist die Zelldichte etwas höher als bei der Schleiereule.

3.21 Z y t o a r c h i t e k t o n i s c h e V e r - ä n d e r u n g e n n a c h E x s t i r p a t i o n e i n e s A u g e n b u l b u s

Eindeutige Veränderungen sind beim Wellensittich nach einseitiger Leitungsbahnunterbrechung im Nc. lat. ant. der kontralateralen Seite im Zellbild selbst bei einer Überlebenszeit von 111 Tagen nicht festzustellen. Dieselbe Feststellung gilt auch für die Bandfinken, bei denen jedoch die maximale Überlebenszeit nur 14 Tage betrug. Den Befunden an Hühnern liegen dieselben Kükengehirne zugrunde wie beim ventralen Geniculatum. Im Zellbild lassen sich bis einschließlich 28 Tagen Überlebenszeit keine signifikanten Veränderungen beobachten. Erst bei einem Tier mit 41 Tagen Überlebenszeit, bei dem der Tr. opt. der kontralateralen Seite bereits völlig atrophiert ist, zeigt der Kern verschwimmende Konturen und das Neuropil ist leicht reduziert. Außerdem treten im Kern Zellen auf, deren Umrisse unregelmäßig stachelig erscheinen. Allerdings kann man ähnliche Formen, wenn auch bedeutend weniger, im ipsilateralen Nucleus feststellen. Das Fehlen von transneuronalen Degenerationserscheinungen bei adulten Tieren läßt vermuten, daß auch diesem Kern noch wichtige Afferenzen aus anderen Gebieten des ZNS zufließen.

3.3 Nucleus opticus suprarotundus

In einer Region im vorderen Abschnitt des Nc. dorsolateralis anterior pars lateralis von HUBER und CROSBY (1929) oder des Nc. dorsolateralis von KUHLENBECK (1937) findet sich bei allen untersuchten Arten eine Zellgruppierung, die Afferenzen aus dem Auge empfängt, worauf ich (HIRSCHBERGER 1967) aufgrund experimentell gewonnener Befunde

zum erstenmal hinwies. Jedoch nahm ich damals noch an, daß dieses Gebiet bei den Eulen mit dem Nc. lateralis anterior verschmolzen sei. KARTEN und NAUTA (1968) berichteten, daß in diesem Gebiet auch bei der Taube und der Kanincheneule visuelle Afferenzen enden. Von HARTWIG (1970) wurde dieser Bezirk ebenfalls als primäres visuelles Zentrum erkannt, aber mit dem Nc. superficialis synencephali homologisiert, da er diesen Kern bei *Zonotricha* nicht in der praetectalen Position finden konnte. Eine exakte zytoarchitektonische Begrenzung dieses Gebietes scheint bislang nicht erfolgt zu sein. Es wird aus einem Teil des Nc. dorsolateralis anterior gebildet, ist jedoch nicht identisch damit, da das primäre visuelle Zentrum weder die dorsale noch die occipitale Grenze dieses Kernes in der Abgrenzung von HUBER und CROSBY erreicht. Auch mit dem von KARTEN und HODOS (1967) bei der Taube abgegrenzten Nc. dorsolateralis anterior thalami pars magnocellularis ist dieses Zellgebiet nach meinen Beobachtungen nicht völlig identisch, da es noch ein laterales kleinzelliges und neuropilreiches Areal mit umfaßt. Dieses letztere Areal wäre, wenn ich die Ausführungen von HUBER und CROSBY richtig interpretiere, zu einem rostralen Ausläufer des Nc. superficialis parvocellularis zu rechnen.

Ich möchte vorschlagen, dieses primäre visuelle Zentrum als Nc. opticus suprarotundus zu bezeichnen, da es bei den Wellensittichen und den Vertretern der Passeriformes, wo ich es zum erstenmal sah, überwiegend der rostralen Hälfte des Nc. rotundus aufliegt (Abb. 15, 16, 17 und 18). Die Bewertung dieses Zellareals als eine nucleare Einheit ergibt sich sowohl aus der Zytoarchitektonik als auch aus der Faserversorgung dieses Gebietes. Eine Entscheidung, ob dieser Kern der Dorsolateralisgruppe zuzurechnen ist oder ob er genetische Beziehungen zum Nc. lateralis anterior hat, ist nur nach einer verglei-

chenden ontogenetischen Analyse möglich.

Beim Wellensittich, dem Bandfinken und dem Zebrafinken erscheint der Nc. opticus suprarotundus auf Transversalschnitten etwa zugleich mit der rostralen Spitze des Nc. rotundus. Bei einzelnen Individuen aller drei Arten kann man immer wieder Zellen oder Zellgruppen beobachten, die rostrad einen Anschluß zur Pars marginalis des Nc. lat. ant. zu bilden versuchen. Während die Fasern des Tr. thalamofrontalis lateralis der medialen Ausbreitung der Zellen dieses Kernes im allgemeinen eine Grenze setzen, liegen beim Zebrafinken kleine Zellnester auch noch medial dieses Faserzuges an der dorsomedialen Seite des Nc. rotundus. Die Hauptmasse des Nc. opt. suprarot. liegt jedoch bei allen drei Arten der dorsolateralen und dorsalen Seite der vorderen Hälfte des Nc. rotundus direkt an (Abb. 16 und 18). Lateral grenzt der Kern an die diencephale Oberfläche, wobei er beim Wellensittich in der lateralen Ausbuchtung des dorsalen Thalamus zu liegen kommt, die bei den Passeres nur angedeutet ist. Die dorsale Grenze ist nicht immer genau bestimmbar.

Die Zellpopulation des Nc. opt. suprarotundus setzt sich überwiegend aus mittelgroßen Formen zusammen, zwischen die kleine Zellen eingestreut sind (Abb. 16 und 18). Bei den kleinen Formen ist das perikaryale Protoplasma meist polar angeordnet. Die mittelgroßen, meist multipolaren Zelltypen sind relativ reich mit Nisslsubstanz ausgestattet. Wie bei den kleinen Zellen finden sich auch bei ihnen, allerdings nicht so häufig, Spindelformen.

Im lateralen Kernabschnitt stehen die Zellen bei allen drei Arten etwas aufgelockerter (Abb. 18), während das Neuropil in den Silberpräparaten in dieser Region eine besonders hohe Strukturdichte aufweist.

Bei den drei Vertretern der Galliformes ist es kaum möglich, den Nc. opticus suprarotundus vom Nc. dorsolateralis zytoarchitektonisch abzugrenzen. Selbst die bekannte Untergliederung dieses Kernes, wie sie von HUBER und CROSBY beim Haussperling vorgenommen wurde, läßt sich, wie auch KUHLENBECK feststellte, bei Hühnern nicht durchführen. Berücksichtigt man bei diesem Befund noch die tiefe Cerebralisationsstufe der Galliformes, so liegt der Gedanke nahe, es mit einer primitiven Vorstufe der Entwicklung des Nc. opt. suprarot. aus einem allgemeinen dorsolateralen Zellkomplex zu tun zu haben, wobei die funktionelle Abgliederung der morphologischen voreilen würde.

Die vordere Spitze dieses visuellen Gebietes liegt bei den Galli zwischen der rostralen Spitze des Nc. rot. und dem occipitalen Ende des Nc. lat. ant. Der Hauptabschnitt liegt, ähnlich wie bei den anderen Arten, dem dorsolateralen und dorsalen Rand des Nc. rotundus auf (Abb. 7 und 19).

Die mittelgroßen, meist rundlich multipolaren Zellen, aus denen sich der Kern vorwiegend aufbaut, unterscheiden sich im Nisslbild wenig von denen des Nc. dorsolateralis. Eine laterale Zone, in der vorwiegend kleinere Zellen in größerem Abstand voneinander liegen, zeigt auch hier im Silberpräparat eine verdichtete Neuropilmasse.

Bei den Eulen, bei denen ich den Nc. opticus suprarotundus erst als ein Verschmelzungsprodukt von Nc. lateralis anterior und Nc. opt. suprarot. auffaßte und unter dem Namen Nc. lat. ant. beschrieb, zeigt dieser Kern, verglichen mit dem der Tagvögel, eine enorme Massenzunahme. Zugleich ist seine vordere Spitze so weit rostrad vorgezogen, daß sie annähernd auf gleicher Höhe mit dem Nc. lat.

ant. zu liegen kommt. Für meine jetzige Annahme, daß dieser Kern dem Nc. opticus suprarotundus der untersuchten Tagvögel homolog ist, spricht, nachdem ich glaube, den eigentlichen Nc. lateralis anterior identifiziert zu haben, vor allem die Tatsache, daß wie bei den Tagvögeln der überwiegende Teil des Kernes medial von Fasern des lateralen Vorderhirnbündels begrenzt wird und daß einige dieser Fasern in ihn eindringen und möglicherweise eine Verbindung mit ihm herstellen. Allerdings ist die Frage, ob Material des Nc. lat. ant. in seinen rostralen Abschnitt mit eingebaut ist, ohne Untersuchung der Ontogenese beider Kerne nicht zu entscheiden.

Bedingt durch die enorme Größenzunahme ist die vordere Hälfte des Nc. opt. suprarot. der Eulen bereits makroskopisch als Vorwölbung des dorsalen Thalamus zu erkennen. Seine vordere Spitze liegt etwa auf gleicher Höhe mit der des Nc. lat. ant. Das occipitale Ende kann in seiner Lage stärker variieren, meist liegt es jedoch auf der Höhe des rostralen Bogens des praetectalen Geniculatum. Auf Transversalschnitten ist der Kern immer höher als breit und in der rostralen Hälfte hat er teilweise eine halbmondförmige Gestalt (Abb. 4). Durch die bei den Eulen sehr weit rostrad vorgezogene Position des Kernes kommt nur dessen occipitaler Abschnitt in den Bereich des Nc. rotundus zu liegen. Bei der Schleiereule liegt dieser Abschnitt überwiegend lateral vom Rotundus, während sich bei den Waldkäuzen eine größere Variabilität feststellen läßt. So liegt der occipitale Abschnitt bei einigen Tieren lateral und bei einem anderen dorsal vom Nc. rotundus.

Etwa auf der Höhe der Mitte des Nc. opt. suprarot. findet man an seinem lateralen Ende bei der Schleiereule einen kleinen, vom Hauptkern etwas separierten Zellkomplex von länglich ovaler Form, der beim Waldkauz nur schwach angedeutet erscheint. Diese architektonische Einheit möchte

Seite signifikante Veränderungen nach Exstirpation eines Auges festzustellen. Nicht einmal bei einem Wellensittich mit 111 Tagen Überlebenszeit lassen sich eindeutige Zellveränderungen beobachten. Derselbe negative Befund ergibt sich auch bei den Hühnerküken.

3.4 Nucleus geniculatus praetectalis

Der Nc. superficialis magnocellularis und der Nc. superficialis synencephali der älteren Autoren wurden von KUHLENBECK (1937) in seiner Untersuchung über die Ontogenie der diencephalen Zentren des Huhnes zu einer Einheit zusammengefaßt und von ihm mit dem Namen Corpus geniculatum-laterale dorsale belegt. Wie ich bereits 1967 ausführte, stimme ich mit KUHLENBECKs Auffassung bezüglich der Zusammenfassung beider Zellareale zu einem Kern überein, zumal sie nicht nur ein gemeinsames Neuropil haben, sondern auch bezüglich der visuellen Afferenzen, die sie empfangen, eine Einheit bilden. Seiner Nomenklatur kann ich jedoch nicht folgen, da mir eine Homologie dieses Kernes mit dem Corpus geniculatum laterale dorsale der Säuger nicht gegeben zu sein scheint. Ich schlage daher nochmals vor, den Namen Nucleus geniculatus praetectalis für diese architektonische Einheit zu verwenden, zumal ich nunmehr eine Homologie mit einem gleichnamigen Kern bei den Reptilien nicht für unwahrscheinlich halte.

Der Nc. geniculatus praetectalis liegt bei allen untersuchten Vogelarten in der tecto-diencephalen Grenzzone. Sein Neuropil beschreibt einen Bogen von rostrodorsal

nach ventral und occipital (Abb. 6, 15 und 23). Bei den Eulen ist der rostrale Bogen dieses Kernes, durch die geringfügige Reduktion des Tectum opt. bedingt, scheinbar etwas weiter rostrad vorgezogen. Das occipitale Ende des Kernes liegt bei allen Arten hinter dem des ventralen Geniculatum. Lateral wird der Kern vom Nc. parageniculatus tecti optici begleitet und medial liegt das ventrale Geniculatum nur durch die Pars intercalaris von ihm getrennt.

Relativ einheitlich ist bei allen Arten der histologische Aufbau. Eine äußere, lockere Zellschicht, im rostrodorsalen Bogen mehr lateral und im ventralen Bogen dann ventral vom Neuropil gelegen, ist identisch mit dem Nc. superficialis synencephali älterer Autoren. Die Neuropilzone schließt daran an und ihr folgt eine innere dichtere Zellschicht, die rostral mehr medial und im ventralen Abschnitt dorsal der Neuropilschicht liegt. Sie ist identisch mit dem Nc. superficialis magnocellularis der älteren Autoren. In der Grenzzone zwischen dem Nc. geniculatus praetectalis und dem ventralen Geniculatum liegt die Pars intercalaris (KUHLENBECK) des praetectalen Geniculatum.

Der Zellbestand der Lamina cellularis externa, die dem Tr. opt. anliegt, ist stark aufgelockert und verschiedentlich findet man Zellen auch zwischen dessen Fasern liegen. In erster Linie fallen die relativ großen, reich mit Nisslsubstanz versehenen Zellen auf, zwischen denen blasser gefärbte kleinere Typen liegen. Bei den Wachteln sind die großen Zellen spärlicher und die mittelgroßen Formen überwiegen. Man findet sowohl multipolare als auch spindelförmige Typen. Letztere sind vor allem bei den Eulen recht häufig. Die großen Zellen ähneln stark denen der Lamina medialis des Nc. parageniculatus tecti optici und können vor allem im rostralen Bogen, wo die beiden

Einheiten bei einigen Arten eng aneinandergrenzen, verwechselt werden. Verschiedentlich kann man in Golgipräparaten von Hühnern beobachten, daß einige der großen Zellen ihre Dendriten nur der Oberfläche des Neuropils anlegen, wobei sie sich bereits zwischen den Fasern des Tr. opt. verzweigen (Abb. 24). Andere Zellen dieses Typs hingegen dringen mit ihrer Dendritenverzweigung ins Innere des Neuropils ein.

Die anschließende Neuropilzone stellt, ähnlich wie beim ventralen Geniculatum, die Hauptmasse des Kernes. Die mehr oder weniger zahlreich eingestreuten Zellen gleichen vielfach denen der inneren Zellschicht. Vereinzelt findet man auch die großen Typen der Lamina cell. ext. Häufig sind die Zellen mit ihrer Hauptachse senkrecht zum Tr. opt. ausgerichtet. Bei den Eulen ist die Neuropilschicht schwächer entwickelt als bei den Tagvögeln.

In den Golgipräparaten von Hühnern findet man häufig in der Neuropilschicht Neurone, deren Dendriten polar zu den beiden Zellschichten ausgerichtet sind. Ebenfalls nicht selten ist ein zweiter Typ, dessen Dendriten sich sternförmig um das Perikaryon ausbreiten.

Die Lamina cellularis interna ist der angrenzenden gleichnamigen Schicht des ventralen Geniculatum in der Form und im histologischen Aufbau sehr ähnlich. Sie wird von mehreren Lagen mittelgroßer und kleiner Zellen von teils multipolarer, teils spindelförmiger Form gebildet. Viele der Zellen sind auch hier mit ihrer Hauptachse senkrecht zum Tr. opticus ausgerichtet. In den Golgipräparaten von Hühnern kann man beobachten, daß die Hauptdendriten der meisten Zellen in die Neuropilschicht eintauchen, während die kleineren Dendriten sich häufig in der Zellschicht selbst verzweigen. Vereinzelt finden sich Zellen, deren dendritische Verzweigung ausschließlich auf die innere

Zellschicht beschränkt ist.

Die Pars intercalaris (KUHLENBECK 1937) liegt zwischen der medialen Schmalseite des praetectalen Geniculatum und der lateralen Schmalseite des ventralen Geniculatum (Abb. 23). Bei den Tagvögeln ist diese Zone bis auf den Bereich am occipitalen Ende sehr schmal, während sie bei den Eulen von vornherein breiter angelegt ist. Nach dem Verschwinden des ventralen Geniculatum verbreitert sie sich bei allen Arten und grenzt bei den meisten Tagvögeln im occipitalen Endgebiet des praetectalen Geniculatum an den Nc. opticus tecti an.

Die Pars intercalaris wird vorwiegend durch markhaltige Fasern charakterisiert, zwischen die kleine und zum Teil auch mittelgroße Zellen locker eingefügt sind. In der occipitalen Verbreiterungszone nimmt die Zellzahl und zum Teil auch die Zellgröße zu.

3.41 Veränderungen nach Zerstörung eines Bulbus oculi

Die Hühner, hier handelt es sich wieder um Küken, zeigen im Nisslbild mit Anstieg der Überlebenszeit einen zunehmenden Schwund der Neuropilschicht (Abb. 26A). Veränderungen an den Zellen sind nicht eindeutig genug.

3.5 Nucleus areae praetectalis pars lateralis (Nc. opticus areae praetectalis)

In dem von KUHLENBECK als Nc. areae praetectalis bezeichneten praetectalen Zellgebiet liegt ein kleines Areal, das visuelle Afferenzen empfängt. Zytoarchitektonisch ist dieses Areal bei den verschiedenen Arten unterschiedlich gut abgrenzbar. In seiner Ausbreitung ist dieses primäre visuelle Zellgebiet bei den zur Untersuchung vorliegenden Arten überwiegend auf die Pars lateralis des Nc. areae praetectalis beschränkt.

Bei den Wellensittichen hat das Gebiet zytoarchitektonisch ganz den Charakter eines selbständigen abgeschlossenen Kernes, so daß hier der Name Nc. opticus areae praetectalis angebracht wäre (Abb. 27). Auf Transversalschnitten erscheint bei diesen Tieren das Areal etwa in der Höhe der hinteren Hälfte des Nc. praetectalis principalis, dorsal von ihm, am medialen Rande des dorsalen Tr. opt. margin. tecti, unter der diencephalen Oberfläche. Ein dichtes Neuropil mit locker eingestreuten kleinen Zellen bildet das Zentrum. Es wird von einem Kranz kleiner Zellen umgeben, die besonders an der medialen Seite dichter stehen. Zwischendurch findet man auch mittelgroße Zelltypen. Die Form der Zellen ist teils rundlich, teils spindelförmig.

Bei den beiden Vertretern der Passeriformes ist die Topographie dieses primären visuellen Areals im *Nc. areae praetectalis* ähnlich wie bei den Wellensittichen (Abb. 28). Das Gebiet ist jedoch etwas größer und beginnt etwas weiter rostral als bei den Sittichen. Zytoarchitektonisch ist das Areal nicht in sich abgeschlossen, sondern nach der Pars medialis des *Nc. areae praetectalis* hin offen (Abb. 28). Eine marginale Zellzone ist nur schwach angedeutet. Die Zellpopulation besteht, ähnlich wie beim Wellensittich, überwiegend aus kleinen Formen. Die etwas häufiger auftretenden mittelgroßen Typen gleichen denen der Pars medialis des *Nc. areae praetectalis*.

Am deutlichsten tritt das visuelle Zentrum im *Nc. areae praetectalis* bei den Eulen in den Silberpräparaten durch die dichter gefärbte Neuropilzone hervor. Es läßt sich in den Silberschnitten leichter als in den Nisslpräparaten gegen den restlichen Teil des nicht sonderlich gut entwickelten *Nc. areae praetectalis* abgrenzen. Das visuelle Areal ist relativ klein und umfaßt, ähnlich wie beim Wellensittich, nicht die ganze Pars lateralis dieses Kernes. Die Lage ist ähnlich wie bei den obengenannten Arten (Abb. 29). Allerdings ist das visuelle Gebiet bei der Schleiereule weiter nach rostral gezogen als beim Waldkauz (Abb. 30). Sowohl die Form als auch die Ausbildung zur mehr oder weniger selbständigen Einheit dieses Zellgebietes sind bei den Eulen, auch innerhalb einer Art, auffallenden Schwankungen unterworfen. Die Zusammensetzung der Zellpopulation ist ähnlich wie beim Wellensittich.

Bei den Hühnervögeln erscheint das primäre visuelle Gebiet des *Nc. areae praetectalis pars lateralis* auf Querschnitten etwa zugleich mit der rostralen Spitze des *Nc. praetectalis principalis*. Verfolgt man die Ausbreitung der degen. Boutons nach Durchtrennung der optischen

Fasern, so hat man den Eindruck, daß das primäre visuelle Areal kleiner ist als die Pars lateralis. Zytoarchitektonische Anzeichen einer Absonderung dieses Gebietes von der Pars lateralis sind jedoch nicht festzustellen. Nur das Neuropil dieses Gebietes färbt sich in den Silberpräparaten intensiver an als das der Umgebung. Die vorwiegend kleinen Zellen der Pars lateralis liegen locker, zum Teil in kleinen Grüppchen verteilt im Neuropil. Im Übergangsgebiet zur Pars medialis des Nc. areae praetectalis treten denn auch mittelgroße Zellen auf, die dieser Region entstammen.

3.51 Veränderungen nach Exstirpation eines Auges

Beim Wellensittich zeigt das Neuropil des kontralateralen Kernes nach 50 und besser noch nach 111 Tagen Überlebenszeit im Kresylbild einen leichten, aber zunehmenden Schwund. Die Zellen werden dadurch dichter zusammengedrückt, zeigen jedoch selbst keine signifikanten Veränderungen.

Keine Veränderungen lassen sich im Zellbild des kontralateralen Kernes der Bandfinken feststellen.

Bei den Hühnerküken zeigt ein Tier 41 Tage post operationem einen leichten Schwund der Neuropilsubstanz, jedoch ebenfalls keine signifikanten Zellveränderungen.

3.6 Nucleus parageniculatus tecti optici

Ein bei allen untersuchten Vögeln wohl differenzierter Kern im tecto-diencephalen Grenzbereich wurde von KUHLEN-

BECK (1939) beim Hühnchen als *Nc. parageniculatus tecti optici* beschrieben. Er ist identisch mit dem von HUBER und CROSBY als *tectal grey* benannten Gebiet. Nach KUHLENBECKs ontogenetischer Untersuchung am Hühnchen ist dieser Kern tectalen Ursprunges.

In seinem Aufbau und in seiner Topographie zeigt der Kern bei den einzelnen Arten nur geringfügige Unterschiede. Er liegt am medialen Rand des Tectum opticum und beschreibt, ähnlich wie das praetectale Geniculatum, an dessen laterale Seite er angrenzt, einen Bogen von rostrodorsal nach ventral und occipital (Abb. 6 und 23). An seiner Grenze zum *Nc. geniculatus praetectalis* wird der Kern von einer Gruppe größerer Zellen begleitet, auf die bereits KUHLENBECK (1939) hinwies und die man am besten als accessorische *Lamina cellularis medialis* bezeichnet.

Der Hauptteil des Kernes ist ähnlich wie das ventrale und praetectale Geniculatum in drei Schichten gegliedert. Die äußere Zellschicht, die dem *Tr. opt. margin.* anliegt, besteht überwiegend aus mittelgroßen, multipolaren und spindelförmigen locker angeordneten Zellen. Der Übergang zur Neuropilzone ist mit Ausnahme der Eulen fließend. Bei den letzteren, vor allem bei der Schleiereule, ist die äußere Schicht etwas dicker als bei den Tagvögeln und gegen das Neuropil scharfer abgesetzt.

Das Neuropil zeigt in den Faserpräparaten ein charakteristisches strahlig, streifiges Aussehen, das durch die zahlreichen senkrecht zur *Lamina cell. externa* stehenden Markfasern bedingt ist. Sie fehlen nur in einer schmalen Zone am medialen Rand des Neuropils. Die vorwiegend kleinen, meist locker verteilten Zellen erwecken manchmal, wie z.B. bei den Bandfinken und den Hühnern, den Eindruck einer geschichteten Anordnung. Mit ihrer Längsachse liegen sie parallel zu den Markfaserstrahlen ausgerichtet (Abb. 32).

Die Lamina cellularis interna umgibt das Neuropil in einem Halbbogen. Ihre Zellen sind kleiner als die der äußeren Schicht, denen sie jedoch sonst recht ähnlich sehen. Am Ende des medialen Bogenteils ist die Zelldichte geringer als im dorsalen Bogenabschnitt.

Die accessorische Lamina cellularis medialis ist bei den einzelnen Arten von unterschiedlicher Stärke. Sie begleitet den Nc. paragenic. tecti optici an dessen medialem Rande, eingekeilt zwischen ihm und dem praetectalen Geniculatum. Hinter dem occipitalen Ende des letzteren verbreitert sie sich dann und grenzt an den Nc. opticus tegmenti. Die Zellen dieser medialen Lamelle sind locker zwischen zahlreiche Fasern eingestreut. Zwischen den auffallenden größeren somatochromen Zelltypen, die viel Ähnlichkeit mit den größeren Zellen der äußeren Zellschicht des praetectalen Geniculatum haben, kommen auch kleinere, blasser angefärbte Zellen vor (Abb. 31).

3.61 Veränderungen nach Extraktion eines Augenbulbus

Beim Wellensittich finden sich nach 47 Tagen Überlebenszeit im kontralateralen Kern vereinzelt Zellen, die sich im Nisslpräparat blasser anfärben. 111 Tage nach der Operation zeigt sich im kontralateralen Kern im Kresylpräparat ein leichter Schwund des Neuropils und eine dadurch bedingte dichtere Packung der Zellen. Geschrumpfte Zellen findet man in der Lamina cell. externa, der accessorischen Lamina cell. med. sowie vereinzelt im Neuropil (Abb. 31). Von den Zellen der inneren Schicht zeigen hingegen nur wenige eine Reaktion auf die Deafferentierung.

Beim Bandfinken sind wegen der Kürze der Überlebenszeit keine signifikanten Veränderungen im Zellbild zu beobachten.

Von den Hühnerküken zeigt eines 41 Tage post operationem einen eindeutigen Neuropilschwund, jedoch keine Veränderungen an den Zellen.

3.7 Tectum opticum

Das Tectum opticum ist die umfangreichste Empfangsstation für primäre visuelle Afferenzen im Vogelgehirn. Dies gilt auch für die Eulen, obwohl bei ihnen, vor allem bei der Schleiereule, das Tectum opticum gegenüber den Tagvögeln etwas reduziert erscheint. Die äußere Form und Lage des Tectum wird weitgehend durch die Massenentwicklung des Telencephalons und des Cerebellum bestimmt.

Für diese Untersuchung wurde wieder die Schichteneinteilung nach P. RAMON Y CAJAL (1943) verwendet, da sie gegenüber anderen Einteilungsprinzipien am zweckmäßigsten erscheint. Nicht zuletzt dürfte diese Art der Gliederung auch für elektrophysiologische Untersuchungen sehr brauchbar sein.

Da nur in den äußeren acht Schichten visuelle Afferenzen direkt enden, werden nur sie einer kurzen vergleichenden Betrachtung unterzogen. Man sollte sich jedoch immer vor Augen halten, daß viele Neurone der tieferen Schichten mit ihren Hauptdendriten bis in die oberen Zonen des Tectum ausstrahlen und daß sie hierdurch ebenfalls direkt visuelle Impulse empfangen können.

Die erste Schicht wird von den Fasern des Tr. opticus marginalis tecti gebildet, die bei allen Vogelarten die Oberfläche des Tectum opticum vollständig bedecken. Rostral ist die Schicht am dicksten. Sie verjüngt sich in lateraler und occipitaler Richtung. Verdickungen zeigt sie auch am dorsomedialen und ventromedialen Rande. Während jedoch die letztere bis zum occipitalen Ende persistiert, ist die dorsomediale Verdickung nur im vorderen Abschnitt feststellbar.

Unmittelbar an die Schicht der optischen Fasern schließt als zweite Schicht eine meist dünne Lage überwiegend kleiner, locker stehender Zellen an, die teilweise noch zwischen die inneren Fasern des Tr. opt. margin. zu liegen kommen. Trotz unterschiedlicher Differenzierung dieser Schicht bei den einzelnen Arten kann man allgemein feststellen, daß die Schichtdicke und Zelldichte dorsolateral am stärksten ist. Am besten ist sie bei den Vertretern der Passeriformes und bei den Hühnern ausgebildet, bei denen auch die Zelldichte gegen den ventromedialen Rand hin wieder geringfügig zunimmt. Weniger gut ist diese Schicht bei der chinesischen Zwergwachtel entwickelt und beim Wellensittich ist sie nur im dorsolateralen Abschnitt deutlich zu erkennen, während sie ventralwärts durch zunehmenden Zellabstand immer undeutlicher wird. Beim Waldkauz ist ihre Differenzierung ähnlich wie beim Wellensittich, aber bei der Schleiereule ist der Zellabstand so groß, daß man sie nur noch im dorsolateralen Abschnitt sicher identifizieren kann.

In Golgipräparaten vom Wellensittich kann man beobachten, daß die Zellen der zweiten Schicht ihre Dendriten tangential ausbreiten und mit ihren Dendritenendbäumen in die dritte Schicht eintauchen (Abb. 37). Einige davon reichen sogar bis zur vierten Schicht.

Die äußere plexiforme Zone bildet die dritte Schicht. Der Gehalt an Zellen und die Schichtdicke sind von Art zu Art unterschiedlich. Die kleinen Zellen überwiegen, jedoch findet man, vor allem bei den Eulen, gelegentlich auch etwas größere Formen. Die Schichtdicke nimmt von dorsolateral, wo sie allgemein am höchsten ist, sowohl in dorsomedialer als auch in ventraler Richtung kontinuierlich ab. Bei den Wellensittichen ist die Zelldichte relativ hoch und die Abgrenzung gegen die vierte Schicht dadurch erschwert. Die Vertreter der Passeriformes zeigen eine geringere Dichte der Zellpopulation. Ebenfalls gut differenziert ist die dritte Schicht bei den Hühner-vögeln. Nur bei der Zwergwachtel erscheint sie etwas reduziert. Relativ kräftig ist sie bei den Eulen, bei denen sie sich auch ventral nur geringfügig verschmälert.

In Golgipräparaten von Wellensittichen und Bandfinken kann man auch in dieser Schicht häufig Zellen beobachten, deren Fortsätze sich überwiegend tangential ausbreiten (Abb. 39).

Der Übergang zur vierten Schicht, einer relativ lockeren Zellschicht, ist mehr oder weniger fließend. Bei allen Arten ist die Stärke der Schicht dorsolateral wieder am höchsten. Sie nimmt kontinuierlich in dorsomedialer sowie in ventraler Richtung ab. Gegen die fünfte Schicht ist die vierte meist durch eine Reihe dichter stehender Zellen scharfer abgesetzt.

Die Zellpopulation setzt sich überwiegend aus kleinen Elementen zusammen, zwischen die, häufiger als bei den vorhergehenden Schichten, etwas größere Formen eingestreut sind. Die Orientierung der Zellen ist teils tangential, teils radial zur Tectumoberfläche.

Relativ gut entwickelt ist die Schicht beim Wellensittich und beim Zebrafinken. Beim Bandfinken ist sie vor allem im lateralen Bereich dünner. Eine relativ geringe Zelldichte weist die vierte Schicht bei den Hühnervögeln auf. Unter den Eulen zeigt der Waldkauz eine größere Schichtdicke und Zelldichte als die Schleiereule, bei der die Zellelemente sehr locker stehen.

In Golgipräparaten von Wellensittichen und Bandfinken findet man Zellen, deren Fortsätze sich tangential in der vierten Schicht ausbreiten. Andere Typen bilden mit ihren Ausläufern ein dichtes Geflecht in unmittelbarer Nähe der Ursprungszelle.

Die fünfte Schicht oder zweite plexiforme Zone ist bei fast allen Arten die dickste der primären visuellen Empfangsschichten des Tectum. Geringer ist die Schichtdicke nur bei den Eulen, wo sie vor allem bei der Schleiereule annähernd der dritten Schicht entspricht (Abb. 36). Beim Wellensittich findet man in der äußeren Hälfte der Schicht, in Nachbarschaft zur vierten, eine höhere Zelldichte als in der inneren Hälfte, so daß es gerechtfertigt erscheint, die fünfte Schicht bei diesen Tieren in eine a und b Zone zu unterteilen (Abb. 35). Unter den Passeriformes findet sich nur bei den Bandfinken im dorsolateralen Abschnitt eine leichte Andeutung für eine ähnliche Gliederung. Die anderen Arten zeigen keine solche Aufgliederung der fünften Schicht. Neben den kleinen Zellformen, wie sie in den äußeren Schichten dominieren, fallen vor allem die etwas zahlreicheren größeren Typen auf. Mit ihren Hauptachsen sind die Zellen dieser Schicht teils radial, teils tangential zur Tectumoberfläche orientiert.

Eine meist einreihige Zellamelle bildet die sechste Schicht. Kleine Zellformen mit geringem, schwach nisslsubstanz-

haltigem Plasmasaum überwiegen. Vereinzelt findet man auch etwas größere Typen. Mit ihrer Hauptachse sind die Zellen überwiegend radial zur Tectumoberfläche ausgerichtet. Sie stehen meist dicht aneinandergereiht und sind nur von kleinen Lücken unterbrochen. Bei den Galliformes und auch beim Waldkauz sind diese Lücken zum Teil etwas größer.

Die siebente Schicht ist eine relativ schmale plexiforme Zone, die sich gegen den dorsomedialen Rand des Tectum zu auflöst, so daß dort die sechste Schicht mit der achten verschmilzt. Die wenigen kleinen Zellen ähneln denen der benachbarten Schichten. Bei den Hühnervögeln und den Passeriformes ist sie zellärmer und breiter als beim Wellensittich. Gut entwickelt ist die Schicht auch bei den Eulen, wo sie bei der Schleiereule annähernd die gleiche Dicke wie die allerdings relativ schmale fünfte Schicht erreicht.

Die achte Schicht ist wieder eine Zellschicht, die durch Zellverdichtung am distalen Rand gut gegen die siebente abgesetzt ist. Nur bei den Eulen, vor allem bei der Schleiereule, fehlt diese verdichtete Zellage. Die überwiegend kleinen Zellen gleichen im Typus denen der darübergelegenen Schichten. Größere Formen kommen in der Übergangszone zur neunten Schicht vor. Die Zellen sind mit ihrer Hauptachse meist radial zur Tectumoberfläche ausgerichtet. Die Schichtdicke, die dorsolateral immer am höchsten ist und nach ventral abnimmt, variiert bei den Vertretern der verschiedenen Vogelgruppen geringfügig. Ihre Dicke läßt sich jedoch nur bei den Arten, wie z.B. beim Bandfinken, genauer festlegen, bei denen die neunte Schicht eine plexiforme Zone, gut entwickelt und dadurch scharf abgesetzt ist.

Wie Golgipräparate zeigen, können die Zellen der achten Schicht mit ihren Dendriten bis zur dritten Schicht hochreichen (Abb. 41). Bei *Amadina* sieht man Zelltypen, deren Dendriten bis zur vierten Schicht vordringen und sich dann darin verzweigend tangential ausbreiten.

Wie bereits erwähnt, bildet die achte Schicht die Grenze für die primären visuellen Afferenzen. Trotzdem können noch viele Neurone aus der neunten und zehnten Schicht ohne Umschaltung visuelle Impulse aus dem Tr. opt. empfangen, da sie mit ihren großen Hauptdendriten zum Teil noch bis zur dritten Tectumschicht hochreichen.

Die neunte Schicht ist eine plexiforme Zone, die am zellärmsten bei den Passeriformes und am zellreichsten bei den Wellensittichen ist (Abb. 34 und 35). Häufig finden sich in ihr pyramidenförmige Zelltypen. Diese Typen sind auch in der zehnten Schicht, einer reinen Zellschicht, stark vermehrt. Größere Zellen dieser Schicht dringen mit ihren Hauptdendriten bis zu den Schichten drei und vier vor (Abb. 43), wobei sie in der siebenten Schicht oder in der fünften ein Dendritenkörbchen bilden können.

Allgemein kann man beobachten, daß im Tectum opticum die Zellgröße von außen nach innen zunimmt.

3.71 V e r ä n d e r u n g e n i m Z e l l b i l d n a c h Z e r s t ö r u n g e i n e s B u l b u s o c u l i

Beim Wellensittich kann man nach 18 Tagen Überlebenszeit noch keine signifikanten Veränderungen im Nisslbild feststellen. Nach 47 Tagen jedoch findet man in der ersten Schicht des kontralateralen Tectum wie auch im restlichen Tr. opt. eine ausgeprägte Gliazellvermehrung mit vielen sog. gemästeten Zellen (Abb. 45). Zugleich

ist die Dicke der fünften Schicht leicht vermindert. Weitere signifikante Veränderungen sind im Nisslbild dieses Stadiums nicht festzustellen.

Nach 111 Tagen Überlebenszeit weist die erste Schicht im kontralateralen Tectum eine starke Verminderung ihrer Dicke auf (Abb. 44A). Die Gliazellen liegen dicht gepackt und repräsentieren praktisch diese Schicht allein. Die gemästeten Zellformen sind fast ganz verschwunden. In den Schichten zwei bis sechs ist die Glia leicht vermehrt und die fünfte Schicht ist deutlich verschmälert, während die siebente nur eine schwache Reduktion ihrer Dicke erkennen läßt. Zytologische Veränderungen an den Neuronen lassen sich nicht mit Sicherheit feststellen.

Die Bandfinken mit 11 und 14 Tagen Überlebenszeit zeigen in der ersten Schicht des kontralateralen Tectum wie auch in den anderen Abschnitten des Tr. opt. reaktiv vergrößerte Gliazellen, die bei dem Tier mit 14 Tagen Überlebenszeit gegenüber dem mit 11 Tagen vermehrt sind.

Bei den Hühnern handelt es sich wieder um die früher bereits erwähnten Küken. Ein Tier mit 22 Tagen Überlebenszeit zeigt im kontralateralen Tectum einen Schwund der ersten Schicht mit Gliavermehrung und reaktiv vergrößerten Gliazellen. Die Schichten drei bis sieben weisen ebenfalls eine Verringerung ihrer Dicke auf, wobei dieser Schwund an der fünften Schicht am deutlichsten zu beobachten ist. Signifikante Veränderungen an den Neuronen dieser Schichten sind nicht feststellbar.

Bei einem anderen Tier mit 41 Tagen Überlebenszeit ist im kontralateralen Tectum die Reduktion der ersten Schicht noch weiter fortgeschritten, sie besteht fast nur noch aus Gliazellen. Reaktiv vergrößerte Gliazellen sind nur noch vereinzelt zu sehen. Die Dicke der Schichten drei

bis sieben hat ebenfalls noch mehr abgenommen. Vor allem die plexiformen Zonen drei und fünf zeigen einen recht erheblichen Substanzschwund. Viele Zellen in den Schichten vier bis acht haben ihre radiale Orientierung zur Tectumoberfläche aufgegeben und liegen mehr schräg oder tangential. Das Volumen der Perikarya vieler Neurone, vor allem der größeren Typen, ist, verglichen mit denselben Formen des ipsilateralen Tectum, reduziert.

3.8 Nucleus opticus tegmenti

Dieser phylogenetisch sehr alte Kern existiert in der Literatur unter den verschiedensten Bezeichnungen wie *Nc. ectomammillaris* oder *Nc. opticus basalis*. Von KUHLENBECK (1939) wurde der Ausdruck *Nc. opticus tegmenti* verwendet. Die letzte zytoarchitektonische Beschreibung dieses Kernes beim Haushuhn stammt von JUNGHER (1954), der die Bezeichnung *Nucleus of the basal optic root* gebrauchte.

Der Kern liegt im Grenzgebiet von Mittelhirn und Zwischenhirn. Er wurde von RENDAHL (1924) zu letzterem gerechnet, während PALMGREN (1921) ihn dem Mittelhirn zuordnete.

Die Position des Kernes am ventromedialen Rand des *Tr. opt. marginalis* direkt unter der ventralen Oberfläche der di-mesencephalen Übergangsregion ist bei den untersuchten Arten relativ einheitlich. Seine Form ist rund bis oval, nur bei der Schleiereule, bei der das Gebiet auch relativ klein ist, ist er stark abgeflacht.

Im Zellbild fallen vor allem die mittelgroßen bis großen Zellen auf, zwischen denen kleinere Typen liegen (Abb.46). Meist sind sie rundlich multipolar, zum Teil auch länglich

spindelförmig. Die größeren Formen enthalten eine kräftig gefärbte, etwas grobschollige Nisslsubstanz, während die kleinen Zellen häufig nur einen schmalen Plasmasaum mit wenig Nisslsubstanz besitzen. Die Verteilung der Zellen in dem grobmaschigen Neuropil ist sehr locker.

3.81 V e r ä n d e r u n g e n n a c h E x s t i r - p a t i o n e i n e s B u l b u s o c u l i

Beim Wellensittich sind 18 und 47 Tage nach der Exstirpation eines Augenbulbus im Nisslpräparat des kontralateralen Kernes keine Veränderungen zu beobachten. Nach 111 Tagen Überlebenszeit findet man im kontralateralen Kern eine geringfügige Vermehrung der Glia sowie einen leichten Neuropilschwund, der sich in einer geringen Reduktion des Kernumfanges äußert. Veränderungen an den Zellen im Sinne einer retrograden oder transneuronalen Degeneration lassen sich auch in diesem Stadium nicht feststellen.

Beim Bandfinken ist bereits 14 Tage post operationem ein leichter Schwund des Neuropils des kontralateralen Kernes zu beobachten. Zelluläre Veränderungen fehlen.

Ein Hühnerküken zeigt nach 22 Tagen einen Neuropilschwund im kontralateralen Kern. Die Zellen liegen dichter zusammengedrängt und der Umfang des Kernes erscheint gegenüber dem der ipsilateralen Seite reduziert. Bei einem weiteren Küken mit 41 Tagen Überlebenszeit ist bereits eine starke Abnahme des Neuropils zu beobachten. Der Kern ist stark abgeflacht und seine Zellen sind dichter gepackt (Abb. 47A). Letztere zeigen zum Teil Schrumpfererscheinungen, jedoch lassen sich ähnliche Bilder auch

im intakten ipsilateralen Kern beobachten, so daß ein Fixationsartefakt nicht ausgeschlossen werden kann (Abb. 47B).

3.9 Nucleus isthmo-opticus

Der seit langem bekannte Nc. isthmo-opticus im occipitalen Grenzbereich des Mittelhirns erscheint auf Transversalschnitten bei den untersuchten Vögeln ungefähr auf der Höhe des Trochleariskernes im dorsalen tectotegmentalen Grenzbezirk, wo er meist unmittelbar unter der Oberfläche des Tegmentums liegt (Abb. 49 und 50B). Nur beim Wellensittich ist er weiter in die Tiefe verlagert (Abb. 48).

Seine Größe und Form weisen bei den verschiedenen Arten nicht unerhebliche Differenzen auf. Die Zellpopulation besteht, soweit das aus den Nisslbildern ersichtlich ist, aus für Vögel auffallend einheitlichen Formen. Meist handelt es sich um mittelgroße, multipolare Neurone mit gut ausgebildeter Nisslsubstanz.

Beim Wellensittich ist der Nc. isthmo-opticus, von individuellen Schwankungen abgesehen, im allgemeinen relativ klein und zellarm. Auf Transversalschnitten hat er die Form eines langgestreckten Ovals, dessen Längsachse von ventrolateral nach dorsomedial gerichtet ist (Abb. 48). Das dichte Neuropil wird von einer Kapsel markhaltiger Fasern umgeben. Die mittelgroßen Zellen liegen locker verstreut im Neuropil und an dessen Oberfläche, wo sie keine so dichte Zellkapsel bilden wie bei den anderen Arten.

Gut entwickelt und relativ groß ist der auf Transversalschnitten eiförmige Kern bei den beiden Vertretern der Passeriformes. Ein Kranz von Zellen umgibt das Neuropil, das einen auffallend dichten, nesterbildenden Zellbesatz aufweist.

Ebenso gut entwickelt wie bei den Passeres ist der Kern bei den Galliformes, wo er in ähnlicher Position zu finden ist. Seine Form ist länglich mit unregelmäßigen, etwas gelappten Umrissen. Ein dichter, teilweise etwas unterbrochener Zellkranz umgibt das Neuropil, in dem dieselben Zelltypen in Nestern und Lamellen gruppiert liegen.

Auffallend klein ist der Nc. isthmo-opticus bei der Schleiereule (Abb. 49), während er beim Waldkauz etwas größer ist. Auf Transversalschnitten erscheint seine Form bei der Schleiereule rund und beim Waldkauz eiförmig. Ein äußerer, das Neuropil einschließender Zellkranz ist kaum angedeutet. Das Neuropil ist bei der Schleiereule zellärmer als beim Waldkauz.

Wie Golgipräparate von Zebrafinken zeigen, werden die Neuropilinseln des Nc. isthmo-opticus von den relativ dicken Dendriten der multipolaren Zellen und den Telo-dendriten einstrahlenden Axone gebildet.

3.91 Veränderungen nach Exstirpation eines Bulbus oculi

Beim Wellensittich kann man mit 18 Tagen Überlebenszeit im kontralateralen Kern neben noch gut erhaltenen Zellen bereits alle Stadien der zentralen Chromatolyse beobachten. Zellen im Stadium der fortgeschrittenen schweren

Chromatolyse sind jedoch in der Minderzahl. Die Kernschwellung scheint manchmal der Chromatolyse vorauszu-eilen. Bei einem Tier, dessen Gehirn 43 Tage nach der Operation in einem Gemisch nach Bouin fixiert wurde, ergibt sich die interessante Beobachtung, daß das Bild der zentralen Chromatolyse durch diese Art der Fixierung maskiert wird. Zwar lassen sich im Vergleich mit den Zellen des ipsilateralen Kernes auch hier die Erscheinungen der Kernschwellung und Kernverlagerung sowie chromatolytische Veränderungen der Nisslsubstanz beobachten. Die Bilder sind jedoch durch die grob eiweiß-fällende Wirkung des Fixiergemisches schwerer zu deuten. Man sollte also für Studien der retrograden Reaktion die Fixierung mit dem Gemisch nach Bouin tunlichst vermeiden. Nach 111 Tagen Überlebenszeit und Formolfixierung sieht man, daß im kontralateralen Kern die Zahl der Zellen, die das Bild der schweren zentralen Chromatolyse zeigen, stark vermehrt ist. Daneben finden sich Zellindividuen, die alle Anzeichen des beginnenden Zellunterganges aufweisen (Abb. 52). Vereinzelt findet man auch bereits Fragmente untergegangener Neurone. Zugleich läßt sich ein Schwund des Neuropils feststellen.

Beim Bandfinken kann man bereits 11 Tage nach der Exstirpation eines Auges im kontralateralen Nc. isthmo-opticus alle Stadien der zentralen Chromatolyse beobachten (Abb. 51). Gelegentlich findet man geschrumpfte Zellen mit einer Kernpyknose.

Ein Tier mit 14 Tagen Überlebenszeit, dessen Gehirn in Bouin fixiert wurde, zeigt eine ähnliche Maskierung der retrograden Reaktion der Zellen wie beim Wellensittich.

Ein interessantes Phänomen läßt sich an den nach AGDUHR imprägnierten Hirnserien beobachten. Im kontralateralen Nc. isthmo-opticus solcher Tiere findet man schon nach

7 Tagen Überlebenszeit häufig Zellen, die sehr intensiv mit Silber angefärbt sind (Abb. 53), während die des ipsilateralen Kernes diese Eigenschaft nicht zeigen. Bei diesen dunkel imprägnierten Zellen ist auch meist ein intrazelluläres Fibrillennetz angefärbt. Der Zellkern zeigt vielfach eine leichte Schwellung und bei einigen wölbt er sich bereits bruchsackartig aus dem Perikaryon vor. Ähnliche Erscheinungen findet man an den Zellen des dritten und vierten Hirnnerven, wenn die motorischen Fasern bei der Operation verletzt wurden. Wie man aus diesen Beobachtungen ersehen kann, eignen sich in günstigen Fällen auch Silberpräparate zur Feststellung retrograder Reaktionen der Zellen im ZNS.

Bei einigen Hühnerküken mit 11 Tagen Überlebenszeit weisen die meisten Zellen des kontralateralen Kernes bereits alle Anzeichen einer schweren zentralen Chromatolyse auf. Nur gelegentlich kann man noch eine intakte Zelle beobachten. Nach 41 Tagen Überlebenszeit sind bei einem Küken im kontralateralen Kern die meisten Neurone bereits verschwunden. Die noch vorhandenen Zellen befinden sich im Stadium der weit fortgeschrittenen Chromatolyse oder zeigen Zeichen der Zellauflösung. Das Neuropil ist verschwunden und der Ort des Kernes wird durch eine starke Anhäufung von Gliazellen repräsentiert (Abb. 50A). Zugleich ist der Umfang des Kernes stark reduziert.

Bei der europäischen Wachtel und der chinesischen Zwergwachtel lassen sich mit 6 und 7 Tagen Überlebenszeit ebenfalls in den Silberpräparaten an den Zellen des kontralateralen Nc. isthmo-opticus Anzeichen einer retrograden Reaktion beobachten. Ebenso kann man bei den Eulen in den Silberpräparaten im kontralateralen Kern vereinzelt Zellen feststellen, die Anzeichen einer beginnenden Chromatolyse zeigen.

4.

Der Verlauf des Tractus opticus und die retinale Repräsentation in den primären visuellen Zentren im Degenerationsexperiment

4.1 Das Erscheinungsbild der degenerierenden Axone und Axonendigungen in den verschiedenen Darstellungsverfahren

Eine der ältesten Methoden zum Nachweis degenerierender Markfasern ist das Verfahren von MARCHI, das vor allem bei den Hühnern mit partieller Retinazerstörung Anwendung fand. Das Verhalten der degenerierenden markhaltigen Fasern des Tr. opt. bei dieser Präparationstechnik ist bei den Vögeln ähnlich wie bei den Säugern, so daß sich eine eingehende Erörterung erübrigt. Es soll nur noch darauf hingewiesen werden, daß bei der Beurteilung der sog. staubförmigen Körnchenbildung große Vorsicht geboten ist, da sie nicht immer mit dem wirklichen Ort der Faserendigung identisch ist, sondern häufig eine artifizielle Niederschlagsbildung darstellt.

Der gröbere Verlauf des degen. Tr. opt. kann übrigens bereits an einfachen Markscheidenfärbungen wie z.B. die nach HEIDENHAIN-WOELKE oder BACSICH verfolgt werden. Nach einer Überlebenszeit von 18 Tagen und länger zeigen die degen. Markfasern unregelmäßige Kontinuitätsunterbrechungen, wobei Auftreibungen und gröbere, schollige, stark hämatoxylinophile Strukturelemente den Verlauf der Fasern markieren. Klarere Bilder erhält man noch durch die Anwendung der Methode von SCHRÖDER an Gefrierschnitten, da hier die Bildung von Digestionskammern deutlich sichtbar wird.

Für die exakte Verfolgung einzelner degenerierender Faserbündel oder Fasern sind jedoch zweifellos die verschiedenen Silberimprägnationsverfahren die Methode der Wahl. Das gleiche gilt für die Darstellung der degenerierenden Boutons, obgleich hier auch die elektronenmikroskopischen Untersuchungsverfahren mit Erfolg angewendet werden können.

Die in dieser Arbeit verwendete Silberimprägnationsmethode von NAUTA (1957) und die Modifikation dieses Verfahrens von FINK und HEIMER (1967) sind wegen der Unterdrückung der Anfärbung normaler Axone zur Darstellung degenerierender Fasern gut geeignet. Jedoch ist eine Selektivität dieser Methoden in der Darstellung degener. Axone, wie bekannt, nur teilweise gegeben, da mit wechselnder Intensität auch nicht degener. Fasern angefärbt werden. Weniger bekannt dürfte sein, daß es gelegentlich zu einer bruchstückartigen Anfärbung intakter Axone kommt, die bei oberflächlicher Betrachtung degenerierende Fasern vortäuschen kann.

Die optimale Überlebenszeit zur Darstellung der degener. Axone des Tr. opt. mit der Nauta-Methode liegt bei etwa 12 Tagen, wie bereits von EVANS und HAMLYN 1956 und COWAN, ADAMSON und POWELL 1961 festgestellt wurde. Ebenso stimmen im wesentlichen die histologischen Bilder, die man mit dieser Färbung von den degener. Axonen bei dem vorliegenden Tiermaterial erhält, mit den Befunden der obengenannten Autoren überein, so daß für nähere Details auf diese Arbeiten verwiesen werden kann. Degenerierende Axonendigungen können mit dieser Formel der Nautafärbung jedoch nur selten nachgewiesen werden. Hierfür eignet sich die Modifikation von FINK und HEIMER besser, da sie neben den degener. Axonen auch bestimmte Formen degener. Boutons anfärbt. In der Darstellung der degener. Axone ähneln

die beiden Verfahren von Fink und Heimer sehr der sog. suppressiven Nauta-Methode. Die degen. Boutons, die damit zur Darstellung gelangen, sind überwiegend kompakte, körnchenartige, stark mit Silber angefärbte Körperchen, die gelegentlich ein aufgehelltes Zentrum aufweisen können. Schlingenformen können mit dieser Färbung jedoch nur selten beobachtet werden. Ob alle diese argyrophilen Korpuskeln degenerierende Boutons repräsentieren, ist sehr fraglich, da man ähnliche Körnchenstrukturen, allerdings meist in geringerer Zahl und manchmal etwas kleiner, in den verschiedensten Abschnitten des Gehirnes beobachten kann. Manchmal kann auch eine gewisse Affinität der Astrozyten beobachtet werden, die sich darin äußert, daß zahlreiche Körnchen von ähnlicher Größe und Form wie die Boutons das Plasma dieser Zellen markieren. Ebenso können die terminalen Verästelungen der Axone in ähnliche Körnchenstrukturen zerfallen. Bei günstiger Schnittrichtung kann man sie jedoch von degen. Boutons durchaus unterscheiden.

Eine sichere Identifikation degenerierender Boutons gelingt mit der Schnittimprägnation von BODIAN und besser noch mit der Stückimprägnation nach AGDUHR (ROMEIS 1948). Vor allem bei der letzteren Methode treten selten Artefakte auf, die zu Fehlinterpretationen Anlaß geben könnten. Eine Anfärbung normaler Boutons im Bereich der primären visuellen Kerne kann nicht beobachtet werden, wodurch die Auswertung der Degenerationsexperimente erheblich erleichtert wird. Die Methode ergibt neben einer ausgezeichneten Darstellung der normalen Axone auch eine gute Anfärbung ihrer degenerativen Veränderungen wie Axonaufreibungen, praeterminale Anschwellungen und Axonzerfall. Da jedoch die gleichzeitige Anfärbung der nicht degenerierenden Axone eine Verfolgung der zerfallenden Fasern über weitere Strecken erschwert, ist das

Verfahren für diesen Zweck weniger geeignet.

Die degenerierenden Axonendigungen lassen mit diesem Verfahren im wesentlichen zwei Grundformen erkennen. Der eine Typ wird durch kreisrunde oder längliche Schlingen repräsentiert, während der andere von kompakten, runden oder auch keulenförmigen Körperchen gebildet wird. Daneben findet man noch eine Form, die dem zweiten Typ zuzurechnen ist, deren Zentrum jedoch mehr oder weniger stark aufgehellert erscheint und die ich daher als Übergangsform zwischen Typ zwei und eins bezeichnen möchte. Ob diese Form tatsächlich einen Übergangstyp vorstellt oder ob sie eine rein färberisch bedingte Erscheinungsform des kompakten Typs ist, läßt sich anhand der vorliegenden Präparate nicht entscheiden. Die Größe der degener. Boutons, und zwar beider Grundformen, ist sowohl innerhalb eines Kernes als auch zwischen den verschiedenen Zentren und den einzelnen Vogelarten Schwankungen unterworfen. Eine Gegenfärbung mit Kresylechtviolett läßt die vielfach nur schwach tingierten Plasmakörper der Neurone besser hervortreten, so daß die Lagebeziehung der Boutons zu ihnen deutlicher wird.

Gelegentlich kann man ein Versagen der Agduhr-Methode in der Darstellung der degener. Axonendkörperchen beobachten. In der Regel beschränkt sich dieses Versagen auf einzelne bestimmte Kerne bei bestimmten Vogelarten. So lassen sich z.B. bei den Vertretern der Galliformes im Nc. lat. ant. meist nur einzelne schlingenförmige Elemente anfärben, während sich die kompakten Typen der Darstellung beharrlich entziehen. Letztere werden jedoch bei diesen Tieren wieder sehr gut durch die Fink/Heimer-Methode sichtbar gemacht, so daß sich die beiden Verfahren gut ergänzen.

Die optimale postoperative Überlebenszeit zur Darstellung der degen. Axonendigungen liegt mit der Agduhr-Methode bei den meisten Arten innerhalb eines Zeitraumes von 6 bis 9 Tagen. Häufig lassen sich jedoch schon degen. Boutons, allerdings in geringer Zahl, nach 4 Tagen nachweisen. 11 Tage nach der Operation nimmt die Zahl der imprägnierbaren Endkörperchen bereits auffällig ab, aber trotzdem kann man einzelne Stücke noch 22 Tage danach beobachten.

4.2 Der degenerierende Tractus opticus und seine Endverzweigung in den Terminalgebieten des ZNS

Aufgrund der Degenerationspräparate stellt sich bei den untersuchten Vogelarten der Verlauf der retinalen Projektion zum Gehirn im allgemeinen folgendermaßen dar. Die Fasern der retinalen Ganglienzellschicht formieren sich in der Papilla optica zu einem Faserstrang, durchstoßen die Sklera und ziehen als relativ dicker Nervus opticus in medialer und occipitaler Richtung, wobei sie zugleich leicht nach dorsal ansteigen. Nach dem Durchtritt durch das Foramen des Neurocraniums tritt der Nerv an die rostrale Unterseite des Zwischenhirns heran und bildet mit dem Nerven der Gegenseite das optische Chiasma. Die Kreuzung ihrer Fasern erfolgt in Form breiter, abgeplatteter Stränge, die alternierend übereinander liegen (Abb. 54A, B und C). Gelegentlich kann man bei einzelnen Individuen noch eine sekundäre Aufspaltung dieser blattförmigen Stränge beobachten. Beim Verlassen des Chiasmas vereinigen sich die blattförmigen Faserstränge wieder zu einem Bündel und bilden den Tr. opticus, der unter zunehmender Verbreiterung und Abflachung an der Außenseite des Zwischenhirns von ventral nach

dorsal und occipital ansteigend zum Tectum opticum zieht. Auf diesem Wege verlassen zahlreiche Fasern und Kollateralen den Tr. opticus marginalis diencephali und dringen in die primären visuellen Zentren des Zwischenhirns ein. Die Mehrzahl der Fasern zieht jedoch zum Tectum opticum, wo sie sich als Tr. opt. marginalis tecti über dessen ganze Oberfläche ausbreiten und die erste Schicht bilden.

Im Chiasma opticum erfolgt eine vollständige Überkreuzung der Fasern der beiden optischen Nerven. Gelegentlich sind bei dem einen oder anderen Vogel einzelne degener. Axone zu beobachten, die eine ipsilaterale Verlaufsrichtung einschlagen. Wahrscheinlich handelt es sich bei diesen solitären Fasern um während der Ontogenese entstandene Irrläufer, da sich keine morphologische Gesetzmäßigkeit erkennen läßt.

Eine mehr oder weniger starke Häufung degener. Axone im ipsilateralen Tr. opt. findet sich nur bei den wenigen Individuen, bei denen durch einen Operationsfehler Teile dieses Tracts direkt verletzt wurden. Jedoch lassen sich diese Verletzungen an den Schnittserien sofort erkennen, so daß sie kein Anlaß zu Fehldeutungen werden können.

4.21 Die visuelle Affferenz des Nucleus lateralis anterior

Verfolgt man nun vom Chiasma ab den Verlauf der degenerierenden Axone bei den verschiedenen Vogelarten speziell auf ihrem Weg zu den primären visuellen Zentren, so stehen die diencephalen Gebiete zunächst im Vordergrund. Bei den Wellensittichen, den Sperlingsvögeln und den Hühnervögeln verlassen ziemlich übereinstimmend auf der Höhe der rostralen Spitze des Diencephalons Fasern den

Tractus opticus marginalis diencephali und dringen mehr oder weniger diffus in die Substanz des Zwischenhirns ein, wo sie in dorsolateraler Richtung weiterziehen (Abb. 54A, 56 und 57). Das ventrale Geniculatum umwandern sie hierbei zum Teil noch vor seiner rostralen Spitze. Weiter hinten treten sie medial von ihm ins Zwischenhirn ein und ziehen dann dorsal von ihm in lateraler und dorsolateraler Richtung weiter. Bei den Galli streben die rostralsten Fasern noch vor dem Nc. lat. ant. auf breiter Front ins Zwischenhirn ein, wobei sie vom Chiasma aus erst etwas rostral ziehen müssen, um diese Position zu erreichen.

Die mehr dorsolateral ziehenden Fasern - unter ihnen vor allem die medial vom ventralen Geniculatum eintretenden Axone - dieses diffusen Tracts schließen sich zu einem geringen Teil den Fasern des Tr. septomesencephalicus ramus dorsalis an, wobei sie meist im ventralen Randgebiet dieses Tracts verlaufen. Der größere Teil von ihnen zieht jedoch zwischen diesem Faserzug und dem dorsalen Rand des Nc. lat. ant. hindurch in dorsolateraler und occipitaler Richtung weiter. Von diesen Fasern treten nur wenige in den Nc. lat. ant. ein, während die Axone des diffusen Stranges, die mehr ventral davon in lateraler Richtung ziehen, direkt den Nc. lat. ant. ansteuern. Zum Teil bilden sie dabei an dessen medialer und dorsomedialer Seite ein lockereres praeterminales Geflecht von Axonbruchstücken (Abb. 57), das sowohl in den Nauta- und Fink/Heimer-Präparaten als auch in den Agduhr-Präparaten häufig praeterminale Axonschwellungen erkennen läßt. Diese Fasern enden fast alle im Neuropil des Nc. lat. ant. Andere Fasern aus dieser Gruppe ziehen an den Rändern dieses Kernes entlang, um ihn herum oder durchqueren ihn auch und ziehen, ähnlich wie die weiter oben gelegenen, lateral von ihm am lateralen Rande des

Diencephalons etwas ventral vom Tr. septo-mesencephalicus weiter in occipitaler Richtung. Anscheinend wurde dieser relativ aufgelockerte, aus dünnen Axonen bestehende Faserzug, der sich dadurch an der Seitenwand des Zwischenhirns bildet, von früheren Untersuchern zum Tr. septo-mesencephalicus ramus dorsalis gerechnet. Bei den Galli findet man nur selten Fasern des diffusen Tracts, die den Nc. lat. ant. direkt durchqueren. Hier verlaufen die weiterziehenden Axone meist zusammen mit den dort endenden in der marginalen Zellzone. Es ist also bei dem vorliegenden Material nicht so, wie COWAN, ADAMSON und POWELL (1961) bei der Taube feststellten, daß alle Fasern dieses rostralen diffusen optischen Tracts im Nc. lat. ant. enden. Schätzungsweise ziehen etwa 20 bis 30 Prozent der degen. Axone dieses diffusen Tracts am lateralen Rand des Zwischenhirnes weiter in occipitaler Richtung, um, wie wir noch sehen werden, im Nc. opt. suprarotundus zu enden.

Der Nc. lat. ant. erhält vor allem bei den Galli noch Fasern aus dem diencephalen Tr. opt. marginalis, die in den Raum zwischen dem ventralen Genuculatum und dem Nc. lat. ant. hineinziehen, um von hier aus in das Neuropil des letzteren einzudringen.

Bei den Strigiformes wird, durch die Hypertrophie und Rostralmigration des Nc. opt. suprarot. bedingt, ein Teil der Fasern des Tr. opt. margin. diencephali weiter nach rostral vorgezogen. Die vordersten von ihnen durchqueren aufgelockert die rostrale Kappe des Zwischenhirnes in dorsolateraler Richtung, wobei einige von ihnen sich vorübergehend auch den rostralen Fasern des Tr. septo-

mesencephalicus ram. dors. anschließen können. Die meisten von ihnen vereinigen sich jedoch lateral wieder mit dem eigentlichen marginalen Tract.

Der Nc. lat. ant. der Eulen wird von Fasern aus der Pars rostralis des Tr. opt. margin. versorgt, die häufig an der ventromedialen und ventralen Seite des Kernes in dessen Neuropil eintauchen. Gelegentlich kann man einzelne degen. Axone aus dem Tr. opt. margin. von ventromedial herkommend an der Dorsalseite des Nc. lat. ant. entlang in Richtung des angrenzenden Nc. opt. suprarot. ziehen sehen. Jedoch biegen sie dann meist wieder vor Erreichen dieses Kernes um und dringen von der dorso-lateralen Seite in den Nc. lat. ant. ein. Man kann alle diese Fasern, deren intradiencephale Wegstrecke meist sehr kurz ist, als Äquivalent des diffusen rostralen opt. Tracts der Tagvögel auffassen. Leider sind sowohl durch die Fink/Heimer- als auch durch die Nauta-Methode bei den Eulen nur relativ wenige degen. Axone befriedigend angefärbt, so daß die Analyse des Einzelfaserverlaufes relativ unvollständig ist.

Bei den Wellensittichen und den Vertretern der Sperlingsvögel sowie bei der Schleiereule lassen sich mit der Agduhr-Methode die degen. Axonendigungen der Fasern des Tr. opt., die in den kontralateralen Nc. lat. ant. eindringen, sehr gut darstellen (Abb. 58 und 59). Neben einer geringen Zahl praeterterminaler Axonauftreibungen finden sich bei den drei Arten in großer Zahl runde Schlingen oder längliche Ösen, kompakte Körnchen oder längliche Kölbchen sowie die sog. Übergangsformen. Ein Verteilungsmuster für die verschiedenen Typen kann man nicht beobachten. Meist liegen die degen. Endkörperchen frei im Neuropil, aber auch an den Zellen und deren Hauptdendriten, soweit letztere sichtbar sind, kann man sie beobachten. Beim Wellensittich und den Bandfinken ist gegen-

über der Randzone des Kernes eine Häufung degen. Boutons im Neuropil festzustellen, während beim Zebrafinken eine ähnliche Häufung mehr gegen den lateralen Rand des Kernes zu gelegen ist. Eine Ausbildung von Boutonnestern kann man bei der Schleiereule beobachten. Bei ihr überwiegen im occipitalen Kernabschnitt die kompakten Typen gegenüber den Schlingenformen.

Bei den drei Arten der Galliformes und beim Waldkauz sind in den Agduhr-Präparaten im kontralateralen Nc. lat. ant. auffallend wenig degen. Axonendigungen festzustellen. Das Haushuhn - von ihm liegen eine größere Anzahl Schnittserien, die nach Agduhr gefärbt sind, mit überwiegend partieller Retinazerstörung vor - zeigt meist nur wenige degen. Boutons in der rostralen und ventromedialen Marginalzone des Nc. lat. ant. Sie sind überwiegend vom schlingenförmigen Typ, während kompakte Elemente kaum zu beobachten sind. Im Inneren des Neuropils sind hier auch die Schlingenformen sehr rar und bei einigen Individuen fehlen sie überhaupt. Ganz ähnliche Beobachtungen wie beim Haushuhn kann man an den Agduhr-Serien der europäischen Wachtel und der chinesischen Zwergwachtel machen. Die mangelhafte Darstellung degenerierender Boutons mit dieser Methode im Neuropil des Nc. lat. ant. der Galli scheint technisch bedingt zu sein und nicht auf einem Mangel an visuellen Afferenzen zu beruhen. Möglicherweise verhindert die relativ hohe Strukturdichte des Neuropils eine selektive Kontrastierung der degen. Faserenden. Für die Richtigkeit dieser Annahme spricht die Beobachtung, daß man durch Filterung des Mikroskopierlichtes verschiedentlich auch im Neuropil schlingenförmige und kompakte Endkörperchen sieht, die sich ohne diesen Eingriff in ihrem Farbton nicht von der übrigen Neuropilsubstanz abheben. Daß dieser Kern auch bei den Galliformes ein wichtiges Zentrum für visuelle Afferenzen ist, zeigen die Fink/Heimer-Präparate

der chinesischen Zwergwachtel, bei denen das Neuropil des kontralateralen Nc. lat. ant. mit zahlreichen kleinen Korpuskeln übersät ist, die denen gleichen, die von den genannten Autoren als degen. Boutons aufgefaßt werden (Abb. 60). Sicher handelt es sich hierbei überwiegend um degenerierende Axonendigungen vom kompakten Typ, da der ipsilaterale Kern keine Strukturelemente dieser Art zeigt.

Beim Waldkauz findet man im kontralateralen Nc. lat. ant. mit der Agduhr-Methode ebenfalls sehr wenige degen. Boutons; trotzdem lassen sich die beiden Grundtypen damit feststellen. Bei diesen Tieren ist ebenfalls die Zahl der nachweisbaren Endkörperchen in den Fink/Heimer-Präparaten bedeutend größer. Sie treten wie bei den chinesischen Zwergwachteln im kontralateralen Kern als kleine, kompakte, durch Silber geschwärzte Korpuskeln auf (Abb. 61), die in der Mitte des Kernes am stärksten konzentriert sind, während ihre Zahl nach den Randpartien zu stetig abnimmt. Der ipsilaterale Kern ist fast völlig frei von diesen Strukturelementen.

4.22 D i e v i s u e l l e A f f e r e n z d e s N u c l e u s g e n i c u l a t u s l a t e - r a l i s v e n t r a l i s

Das ventrale Geniculatum der kontralateralen Seite wird auf seiner ganzen Länge von Fasern und Kollateralen aus dem Tr. opt. margin. diencephali versorgt, die den Tract rechtwinklig oder im stumpfen Winkel verlassen und in dorsaler Richtung ziehend in den darüberliegenden Kern eintreten. Die meisten dieser degen. Axone enden dort. Nur bei den Wellensittichen, den Bandfinken und den Zebra-

finken zieht ein kleiner Prozentsatz dieser Fasern durch das ventrale Geniculatum hindurch in dorsaler Richtung weiter. Auf ihren weiteren Verlauf wird unten noch näher eingegangen. Bei den Eulen sind diese durchziehenden Fasern nicht auffindbar und bei den Hühnervögeln ist ihre Existenz fraglich.

Auf der Höhe des rostralen Teils des ventralen Geniculatum kann man noch degen. Fasern beobachten, die medial von diesem Kern den Tr. opt. im spitzen Winkel verlassen und von denen ein Teil von medial her die innere Zelllamelle durchstößt und in das Neuropil des ventralen Geniculatums eindringt. Der andere Teil dieser Fasern zieht dorsal vom ventralen Geniculatum in dorsaler und dorsolateraler Richtung weiter und ist noch den Fasern des rostralen diffusen optischen Fasersystems des Zwischenhirnes zuzurechnen.

Die größte Häufung von Axonbruchstücken und praeterterminalen Axonschwellungen zeigt sich in den Nauta- und Fink/Heimer-Präparaten in der Lamina cell. externa - die Lamina cell. ext. fehlt bei den Eulen und ist bei den Galli nur angedeutet - und in dem daran anschließenden Neuropilabschnitt des Nc. genic. lat. ventr. Gegen die Lamina cell. interna hin nehmen sie dann stark ab.

Bei den Eulen, vor allem beim Waldkauz, sieht man auffallend wenige degenerativ veränderte Axone in das ventrale Geniculatum eindringen. Dieser Befund ergänzt die schon früher beim Waldkauz gemachte Beobachtung (HIRSCHBERGER 1967), daß man nur wenige degen. Boutons in diesem Kern findet. Auch in dem neuen Material lassen sich beim Waldkauz sowohl in den Fink/Heimer-Präparaten als auch in den Agduhr-Schnitten nur wenige degen. Boutons feststellen. Bei der Schleiereule findet man geringfügig mehr degen. Axonendigungen (Abb. 63). Überwiegend handelt

es sich hierbei um kleine schlingenförmige Typen, die meist im Neuropil und nur selten in der Lamina cell. interna liegen. Ebenso vermißt man größere praeterminale Axonschwellungen. Dagegen kann man gelegentlich im ipsilateralen Kern degen. Boutons feststellen.

Zahlreiche degen. Boutons findet man hingegen im kontralateralen Nc. genic. lat. vent. der Tagvögel, wobei in den Agduhr-Präparaten sowohl die beiden Grundtypen als auch die Übergangsform zu beobachten sind (Abb. 64). In der Lamina cell. externa, soweit sie vorhanden ist, sind sie von geringer Anzahl und liegen meist am Perikaryon der Zellen. Am zahlreichsten sind sie in der Neuropilschicht vorhanden, wo sie überwiegend frei liegen. Bei den beiden Arten aus der Gruppe der Passeriformes sind sie am stärksten in der medialen Hälfte des Neuropils angehäuft. In der Lamina cell. interna ist die Anzahl der degen. Axonendkörperchen wieder geringer. Im Gegensatz zu diesem Befund stellten COWAN und Mitarbeiter bei der Taube die stärkste Häufung degen. Boutons in der inneren Zellschicht fest. Ob es sich hierbei um imprägnationstechnisch bedingte Differenzen oder um speziesbedingte Unterschiede in der Differenzierung der Synapsenfelder handelt, läßt sich vorerst nicht entscheiden. Gegen das occipitale Ende des Kernes zu kann man allgemein eine geringfügige Abnahme der degen. Boutons feststellen.

4.23 Die visuelle Afferenz des Nucleus opticus suprarotundus

Die Versorgung des Nc. opt. suprarotundus mit Fasern aus dem afferenten optischen System erfolgt bei den Tagvögeln auf mehreren Wegen. Während COWAN und Mitarbeiter

das diffuse rostrale diencephale optische Fasersystem bei der Taube ausschließlich im Nc. lat. ant. enden sahen, läßt sich bei meinem Tagvogelmaterial ein Teil dieser Fasern, wie bereits erwähnt, über diesen Kern hinaus weiter in occipitaler Richtung verfolgen. Sie ziehen in der lateralen Wand des Zwischenhirnes zwischen dem dorsolateralen Rand des Tr. opt. margin. diencephali und dem Ramus dorsalis des Tr. septomesencephalicus, zum Teil mit den Fasern des letzteren vermischt, in occipitaler Richtung zum Nc. opt. suprarotundus (Abb. 54A und 56). Ihnen schließen sich viele der Axone an, die medial vom Rostrum des ventralen Geniculatum ins Zwischenhirn eindringen und nicht im Nc. lat. ant. enden. Diese Fasern versorgen vor allem den rostralen und den lateralen Kernabschnitt.

Einige der medial vom ventralen Geniculatum eintretenden Axone scheinen allerdings beim Wellensittich im Bereich des Nc. ventrolateralis zu enden. Jedenfalls kann man in der Region, wo der ventrale Ast des Tr. septomesencephalicus abzweigt, verschiedentlich degen. Boutons auffinden.

Auf der Höhe der rostralen Spitze des Nc. rotundus findet man bei den Bandfinken, den Zebrafinken und am zahlreichsten beim Wellensittich die bereits weiter oben erwähnten degenerierenden Axone des Tr. opticus vor, die durch das ventrale Geniculatum hindurch in dorsaler Richtung ziehen. Sie laufen meist am medialen Rande des Nc. rot. entlang nach oben, biegen dann an dessen dorsalem Rande nach lateral um und treten in den Nc. opt. suprarot. von medial her ein (Abb. 54C). Ein kleinerer Teil dieser Fasern benutzt den lateralen Rand des Nc. rot. als Leitstruktur, um dann von ventral in den Nc. opt. suprarot. einzudringen. Bei den Hühnervögeln können diese, das

ventrale Geniculatum durchquerenden Fasern nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden. Bei ihnen ziehen die visuellen Fasern, die medial vom ventralen Geniculatum ins Zwischenhirn einstrahlen, in ähnlicher Weise um die Spitze des Nc. rot. herum nach oben zum Nc. opt. suprarot. Der größere Teil davon läuft jedoch am lateralen Rand des Nc. rot. entlang nach oben. Auch bei den Passeres und den Wellensittichen beobachtet man Fasern aus dem Tr. opt., die medial vom ventralen Geniculatum ins Zwischenhirn eintreten und die mit den anderen Axonen um die Rotundusspitze herum zum Nc. opt. suprarot. ziehen.

Am lateralen Rand des ventralen Geniculatum kann man ebenfalls bei Erscheinen der rostralen Spitze des Nc. rot. zahlreiche degen. Axone beobachten, die den Tr. opt. in dorsaler Richtung verlassen und zum unteren Rand des Nc. rot. ziehen, wo sie zusammen mit den anderen Fasern an den Rändern dieses Kernes entlang in dorsaler Richtung zum Nc. opt. suprarot. streben (Abb. 54B, C und 65). Sobald der rostrale Bogen des praetectalen Geniculatum erscheint, werden diese vom Tr. opt. abzweigenden Fasern in der Pars intercalais zusammengedrängt.

Bei den Passeres und den Wellensittichen ist der größere Teil der Fasern, die um die Rotundusspitze herumziehen, auf dessen mediale Seite konzentriert, während bei den Hühnervögeln mehr dessen laterale Seite bevorzugt wird. Da bei den Galli die rostrale Spitze des Nc. opt. suprarot. etwas vor der des Nc. rot. liegt, ziehen viele Axone dieses diffusen optischen Fasersystems bereits vor der rostralen Spitze des Rotundus nach oben, so daß der perirotunde Kranz degenerierender Axone bei diesen Tieren nicht mehr so kräftig ausgebildet ist wie z.B. bei den Wellensittichen. Bei den Hühnervögeln treten auch relativ wenige degen. Axone durch die Pars intercalaris ins Zwi-

schenhirn ein.

Aus dem Teil des Tr. opt. margin. diencephali, der an die ventrolaterale Seite des Nc. opt. suprarot. angrenzt, ziehen ebenfalls degen. Axone in diesen Kern ein. Ihre Menge ist schwer abzuschätzen, da sie sich anscheinend bereits bei ihrem Austritt aus dem marginalen optischen Tract in Endbäumchen aufspalten, und deren Zerfallprodukte lassen keinen sicheren Rückschluß auf die Anzahl der Axone zu, von denen sie gebildet werden. Mit Sicherheit kann man nur sagen, daß bei den Hühnervögeln erheblich mehr visuelle Afferenzen auf diesem Weg zum Nc. opt. suprarot. gelangen als bei den Wellensittichen und den Passeres.

Bei den Vertretern der Passeriformes findet man in den Agduhr-Präparaten im Bereich der medial vom Nc. rot. nach dorsal ziehenden visuellen Fasern verschiedentlich degen. Axonendigungen. Die spärlichen Zellen dieses Gebietes gehören anscheinend noch zum Nc. intercalatus thalami. Daneben weist beim Zebrafinken eine Zellgruppe, die medial von der Eintrittsstelle des Tr. thalamofrontalis lateralis in den Nc. rot. gelegen ist, ebenfalls degen. Boutons auf. Bei dieser Zellgruppe handelt es sich jedoch mit großer Wahrscheinlichkeit um Elemente des medialen Abschnittes des Nc. opt. suprarot., die durch den Tr. thalamofrontalis lateralis vom Hauptkern abgesprengt wurden.

Die zahlreichen degen. Boutons, die sich im eigentlichen Nc. opt. suprarot. der Tagvögel in den Agduhr-Präparaten vorfinden, gleichen den Typen, die man auch in den anderen Kerngebieten beobachtet. Bei den Wellensittichen und den Passeres sind sie vor allem im medialen Kernabschnitt sehr zahlreich. Sie liegen sowohl zwischenzellig als auch direkt am Perikaryon der Neurone. Die schlingenförmigen

Elemente zeigen im medialen Kernabschnitt mengenmäßig ein leichtes Übergewicht gegenüber den kompakten Typen. Im lateralen Kerngebiet mit seinen dichtstrukturierten Neuropilinseln findet man bei den Tagvogelarten neben den gewöhnlichen Boutonformen, die hier vereinzelt zu kleinen Nestern gehäuft sein können (Abb. 67A), noch sehr kleine, meist schwach gefärbte kompakte Endkörperchen. Die stärkste Konzentration degen. Axonendungen findet man im ventralen Teil des lateralen Abschnittes. In dorsaler Richtung nimmt ihre Zahl dann zusehends ab.

Die Galliformes zeigen ebenfalls zahlreiche degen. Boutons im kontralateralen Kern. Im allgemeinen liegen sie hier jedoch nicht so dicht wie bei den eben besprochenen Tagvogelarten. In den Fink/Heimer-Präparaten der chinesischen Zwergwachtel präsentieren sich über das ganze kontralaterale Kernareal verteilt zahlreiche kleine kompakte Korpuskeln, die in ihrer Mehrzahl als degen. Axonendkörperchen angesprochen werden können, da im ipsilateralen Kern kaum Strukturelemente dieser Art zu beobachten sind. Die Agduhr-Schnittserien zeigen bei allen drei Hühnervogelarten die bekannten Formen degen. Axonendungen (Abb. 66B). Die Schlingen sind auch hier geringfügig in der Überzahl. Die Endkörperchen liegen meist regellos im Neuropil oder sie sind ans Perikaryon der Zellen angeheftet. Vereinzelt sieht man kleine Anhäufungen von ihnen, die sich wie Inseln ausnehmen. Bei den Wachteln ist die laterale Neuropilzone, die in den Silberpräparaten besonders gut hervortritt, kräftig entwickelt. In dieser Zone findet man, wie bei den anderen Tagvögeln, wieder die besonders kleinen Endkörperchen, die auch hier nur relativ blaß angefärbt sind (Abb. 66A).

Die Faserversorgung des Nc. opt. suprarot. der Eulen weicht von der der Tagvögel etwas ab. Bedingt durch die

beträchtliche Rostralverschiebung und Hypertrophie dieses Kernes bei den Eulen holt der vordere Randteil des Tr. opt. margin. diencephali weiter nach rostral aus. Nur wenige Fasern spalten sich hiervon ab, um ein diffuses rostrales Bündel zu bilden, das in den Rostralpol des Zwischenhirnes eindringt. Aber auch sie schließen sich, soweit sie nicht im Nc. lat. ant. enden, lateral wieder dem rostralen Fächerteil des Tr. opt. margin. diencephali an. Da der Nc. rot. erst annähernd auf der Höhe der zweiten Hälfte des Nc. opt. suprarot. beginnt, fehlen auch die circumrotund verlaufenden visuellen Fasern. Soweit aus den Agduhr-Serien sowie aus den Nauta- und Fink/Heimer-Präparaten ersichtlich ist, streben die visuellen Fasern, die vom Tr. opt. margin. diencephali abgehen, ohne Umweg direkt zum Nc. opt. suprarot. Bereits auf der Höhe des Nc. lat. ant. sieht man an dessen lateraler Seite degenerativ veränderte Axone den marginalen optischen Tract verlassen und, dorsad ziehend, von ventral her in den rostralen Abschnitt des Nc. opt. suprarot. eintreten. Zum Teil biegen diese Fasern im Inneren des Kernes nach rostral um und versorgen so auch seine Spitze. Auf der Höhe des ventralen Geniculatum werden die vom Tr. opt. abgehenden Fasern immer zahlreicher. Sie ziehen dann als relativ breites Bündel an der lateralen Seite des ventralen Geniculatum vorbei in dorsaler Richtung ebenfalls zur ventromedialen Seite des Nc. opt. suprarot. (Abb. 68), wobei jedoch nicht alle von ihnen sofort in den Kern eintreten. Ein Teil der degen. Axone wandert am medialen Rand des Kernes entlang weiter dorsad und dringt erst von dort aus in das Kerninnere vor. Aber auch an der ventrolateralen und lateralen Seite des Nc. opt. suprarot. treten visuelle Fasern vom benachbarten Tr. opt. margin. her in den Kern über. Unter den Axonen, die lateral vom Nc. lat. ant. und dem ventralen Geniculatum vorbeiziehend in den suprarotunden Kern eintreten, finden sich auffallend

dickkalibrige Typen. Die Versorgung des bei der Schleiereule so auffallenden accessorischen Kernes des Nc. opt. suprarot. mit visuellen Fasern erfolgt von dem angrenzenden Tr. opt. margin. diencephali aus (Abb. 68).

Ob visuelle Fasern über das bei den Eulen so überaus stark entwickelte supraoptische Kommissurensystem zum Nc. opt. suprarot. ziehen, konnte nicht geklärt werden. In der Chiasmaregion sieht man jedenfalls deg. Axone aus dem Tr. opt. in dieses System eintreten. Ihr weiterer Verlauf läßt sich jedoch aufgrund der kräftigen Anfärbung der Kommissurenfasern in den Silberpräparaten nicht mehr weiter verfolgen. Die auffallenden Formen der deg. Boutons im Nc. opt. suprarot. des Waldkauzes, einem Vertreter der Strigidae, wurden bereits, allerdings unter der falschen Bezeichnung "Nucleus lateralis anterior" beschrieben (HIRSCHBERGER 1967), so daß hier im wesentlichen nur noch die Degenerationen im Nc. opt. suprarot. der Schleiereule skizziert werden. Ähnlich wie beim Waldkauz findet man auch bei der Schleiereule nach 7 Tagen Überlebenszeit in den Agduhr-Schnitten zahlreiche praeterminale Axonauftreibungen von teilweise sehr großem Durchmesser, die verschiedentlich auch verzweigt sind. Sie laufen entweder direkt in sehr dicke Endkolben aus oder es strahlen dünnere Fasern von ihnen ab, die dann mit kleinen Endigungen verbunden sind. Die Riesenendkolben liegen meist in unmittelbarer Nachbarschaft zu einer Nervenzelle und manchmal sieht es so aus, als würden sie eine Zelle von einer Seite her umklammern. Neben diesen Riesenkolben lassen sich unter den kompakten Typen der deg. Axonendungen alle Größenabstufungen bis zu den kleinen Formen beobachten. Sowohl die Riesenendkolben als auch die größeren Formen der kompakten Endungen weisen meist eine im Silberpräparat streifig erscheinende Binnenstruktur auf. Unter den Schlingenformen und den Übergangstypen findet man

neben kleinen Formen ebenfalls größere Elemente. Häufig sind die Boutons in Nestern angehäuft.

Während sich im Hauptteil des Nc. opt. suprarot. der kontralateralen Seite die degen. Boutons in allen Größenabstufungen vorfinden, sind im lateralen accessorischen Kern erstaunlicherweise fast nur kleine Endkörperchen von relativ einheitlicher Größe zu sehen (Abb. 69B). Nur ganz vereinzelt sieht man dazwischen große oder mittelgroße Endkolben liegen. Neben den kompakten und schlingenförmigen Typen findet man relativ häufig Übergangsformen. Die degen. Boutons sind in dem accessorischen Kern teilweise sehr dicht gepackt und bilden dann Neuropilinseln von unterschiedlicher Größe, zwischen denen relativ boutonarme Zellgruppen liegen. Im Grenzbereich zum Hauptkern liegt eine helle Zone, die ziemlich arm an degen. Endkörperchen ist.

Beim Waldkauz findet sich eine ähnliche, aber weniger gut entwickelte accessorische Zone im lateralen Randgebiet des Nc. opt. suprarot. In ihr findet man in den Agduhr-Präparaten nur sehr wenige degen. Boutons, während sich in den Fink/Heimer-Schnitten zahlreiche degen. Axonendungen zu Inseln angeordnet vorfinden.

4.24 D i e v i s u e l l e A f f e r e n z d e s N u c l e u s g e n i c u l a t u s p r a e t e c t a l i s

Das praetectale Geniculatum erhält seine visuellen Afferenzen aus dem Tr. opt. marginalis überwiegend durch Fasern, die mehr oder weniger rechtwinklig vom marginalen Tract abzweigen und durch die äußere Zellschicht in den

Kern eindringen, wobei, wie die Hauta- und Fink/Heimer-Präparate sehr schön erkennen lassen, die Anzahl der degen. Axonbruchstücke gegen die innere Zellschicht zu rasch abnimmt. Aber auch durch die Pars intercalaris treten degen. Axone vom marginalen optischen Tract herkommend in die Neuropilschicht des praetectalen Geniculatum ein. Besonders gut ist das bei den Eulen zu beobachten, bei denen dieses Zwischenstück relativ breit ist. Gegen das occipitale Ende des Kernes zu sieht man noch, besonders deutlich bei den Hühnervögeln, degen. Axone aus der Region des Tr. opt. tegmenti, die, lateral schwenkend, hinter dem ventralen Geniculatum zur Pars intercalaris streben, von wo aus sie in das Neuropil des Kernes eindringen. Vereinzelt strahlen sie auch in die innere Zellschicht des Nc. geniculatus praetectalis ein. Bei den Passeriformes und den Wellensittichen ist dieser Faserzug weniger gut entwickelt.

Degenerierende Boutons finden sich, wie nicht anders zu erwarten, nur im kontralateralen Nc. geniculatus praetectalis (Abb. 70). In den Agduhr-Präparaten lassen sich sowohl die beiden Grundtypen der degen. Boutons als auch die Übergangsformen beobachten, wobei die letzteren und die kompakten Typen etwas überwiegen. Die mit Ausnahme der Eulen sehr zahlreichen degen. Axonendungen sind überwiegend auf die äußere Zellschicht und die Neuropilschicht konzentriert, während sie in der inneren Zellschicht nur spärlich anzutreffen sind. In der äußeren Zellschicht liegen sie überwiegend dem Perikaryon der Zellen an oder sind in dessen unmittelbarer Nähe konzentriert.

Bei den Eulen findet man auffallend wenige degen. Boutons im kontralateralen praetectalen Geniculatum, was meine früheren Beobachtungen bestätigt. In den Agduhr-Serien von der Schleiereule und dem Waldkauz sieht man nur wenige,

meist kleine Schlingen und nur vereinzelt größere Endkölbchen im Neuropil und der äußeren Zellschicht. Auch in den Fink/Heimer-Präparaten vom Waldkauz finden sich nur relativ wenige körnchenförmige Strukturelemente im Neuropil und in der äußeren Zellschicht. Die innere Zellschicht erscheint bei den beiden Methoden fast völlig frei von degener. Axonendungen.

4.25 Die visuelle Afferenz des Nucleus parageniculatus tecti optici

Im tecto-diencephalen Grenzbereich verbreitert sich der Tr. opt. marginalis diencephali sehr stark und wird, nachdem er visuelle Fasern an das praetectale Genuculatum abgegeben hat, zum Tr. opt. marginalis tecti, der zuerst den Nc. parageniculatus tecti optici mit visuellen Afferenzen versorgt (Abb. 55A). Ähnlich wie bei dem etwas davor gelegenen praetectalen Genuculatum zweigen auch hier die degenerierenden Axone und Kollateralen etwa im rechten Winkel vom marginalen optischen Tract ab und dringen in die äußere Zellschicht des Parageniculatum und in die accessorische Lamina cell. medialis ein (Abb. 72). Im kontralateralen Hauptkern finden sich, vor allem in der äußeren Zellschicht, zahlreiche Bruchstücke zerfallender Axone oder im Falle der Marchi-Präparate schollig zerfallende Markscheiden. Im anschließenden Neuropil nehmen die Axonfragmente gegen die innere Zellschicht zu kontinuierlich ab, so daß in letzterer nur noch wenige von ihnen zu beobachten sind (Abb. 72). Der Teil des Neuropils, der an die Lamina cellularis medialis angrenzt, ist, wie man das besonders gut bei den Passeres sehen kann, relativ arm an Axonbruchstücken (Abb. 72).

Die Lamina cell. med. wird von degen. Axonen durchzogen, die größtenteils in ihr enden und unter denen sich häufig Typen von relativ dickem Kaliber befinden (Abb. 71). Sie erhält ähnlich wie die Pars intercalaris des praetectalen Geniculatum im hinteren Abschnitt bei den Hühnern visuelle Fasern aus der Region des Tr. opt. tecti. Diese Fasern ziehen lateral am dorsalen und hinteren Rand des praetectalen Geniculatum vorbei in die Lamina cell. med. hinein (Abb. 73). Bei der chinesischen Zwergwachtel ist dieser Faserzug weniger gut entwickelt.

An degen. Boutons findet man im Hauptkern sowie in der Lamina cell. med. sowohl die beiden Grundtypen als auch Übergangsformen. Sie liegen im Hauptkern in der Lamina cell. externa überwiegend am Perikaryon der Zellen oder in deren unmittelbarer Umgebung (Abb. 74). Bei den Eulen kommen hier wieder relativ große Endkörperchen vor. Die Neuropilschicht weist bei den Tagvögeln eine Zone auf, die der Lamina cell. med. benachbart ist und die fast frei von den für diesen Kern so charakteristischen Palisadenfasern ist. Diese Zone enthält die meisten degenerierenden Boutons der Neuropilschicht. Die in ihr endenden Axone scheinen in der Lamina cell. med. zu liegen. Diese Zone fehlt bei den Eulen, bei denen im Neuropil allgemein nur wenige degen. Boutons festzustellen sind.

An der Grenze von Neuropil und innerer Zellschicht finden sich bei den meisten Arten wieder eine Häufung degen. Axonendungen, während in der Lamina cell. interna selbst degen. Endkörperchen nur spärlich verstreut angetroffen werden.

In dem accessorischen Kernteil, der Lamina cell. med., liegen die degen. Boutons meist direkt an Zellkörpern oder in deren unmittelbaren Nähe (Abb. 75). Im allgemeinen

sind sie zahlreich, vor allem im rostralen Bogen. Beim Zebrafinken lassen sich jedoch nur wenige degen. Endkörperchen in diesem accessorischen Kernabschnitt feststellen. Die Eulen besitzen hier teilweise wieder relativ große Endkölbchen. Aber auch bei den Hühnern lassen sich vereinzelt größere Axonendungen feststellen.

Interessant ist, daß von den Palisadenfasern des Hauptkernes, die senkrecht zum Tr. opt. stehen und dem Kern in Faserpräparaten ein charakteristisches Aussehen verleihen, auch bei längerer Überlebenszeit nur sehr wenige degenerieren, während die Axone im angrenzenden Tr. opt. bereits in kleine Fragmente zerfallen sind. Sie können also nicht die Endstrecke der visuellen Afferenzen darstellen, obgleich sie ihre Fortsetzung im Tr. opt. haben. Sie gehören anscheinend demselben Fasersystem an, auf das schon COWAN und Mitarbeiter hingewiesen haben und das in der inneren Schale des Tr. opt. verläuft und trotz der Exstirpation eines Bulbus oculi nicht der Degeneration anheimfällt.

4.26 Die visuelle Afferenz des Nucleus areae praetect- talis

Im praetectalen Gebiet der kontralateralen Seite sieht man degenerierende Axone, die den dorsomedialen Rand des Tr. opt. marg. tecti verlassen und eine kurze Strecke in dorsaler Richtung unter der Oberfläche des dorsalen Thalamus weiterziehend zur Pars lateralis des Nc. areae praetectalis (Nc. opt. areae praetectalis) streben (Abb. 55B, C; 29 und 30). Bei den Passeriformes und den Galliformes verlaufen die visuellen Afferenzen zu diesem Kerngebiet

zum Teil auch im Tr. isthmo-opticus (Abb. 76), und beim Zebrafinken kann man noch einige degenerierende Axone aus dem rostralen diffusen Bündel, die sich dem Tr. septo-mesencephalicus anschließen, bis in die Pars lateralis des Nc. areae praetectalis hinein verfolgen. Vereinzelt sieht man auch degen. Axone in die Pars medialis dieses Kernes eindringen (Abb. 76).

In den Agduhr-Präparaten findet man mit Ausnahme bei den Hühnervögeln und beim Waldkauz bereits vor und im rostralen Randbezirk der Pars lateralis des Nc. areae praetectalis locker verstreut kleine degen. Boutons. Im Neuropilbezirk dieses Kernes treten sie dann massiv gehäuft auf und zwar sowohl die beiden Grundtypen als auch die Übergangsformen (Abb. 77 und 78).

Bei den Galliformes und dem Waldkauz lassen sich in diesem Gebiet degen. Boutons mit der Agduhr-Methode nur vereinzelt nachweisen. Mit der Fink/Heimer-Modifikation der Nauta-Methode färben sich jedoch auch bei diesen Arten in der Region der Pars lateralis des Nc. areae praetectalis zahlreiche kleine Korpuskeln an, die überwiegend als Äquivalente degen. Axonendungen betrachtet werden können (Abb. 79). Bei der chinesischen Zwergwachtel färben sich mit dieser Methode allerdings auch im ipsilateralen Kern ähnliche Strukturelemente an, wenn auch in erheblich geringerer Zahl.

Gelegentlich kann man noch vereinzelte degen. Axone über dieses primäre visuelle Zentrum im praetectalen Gebiet hinaus in dorsaler und occipitaler Richtung weiterziehen sehen. Ihre Endigungsstätte ist jedoch an dem vorliegenden Material nicht auffindbar.

4.27 Die visuelle Afferenz des Tectum opticum

Obwohl eine Vielzahl primärer visueller Zentren im Zwischenhirn und Mittelhirn Axone der visuellen Afferenz aufnehmen, empfängt das Tectum opticum zweifellos den größten Anteil davon. Selbst bei den Eulen, bei denen der Nc. opt. suprarot. in erheblichem Umfang Fasern des Tr. opt. aufnimmt und deren Tectum etwas reduziert erscheint, dürften meiner Schätzung nach doch noch weit über 50 Prozent der visuellen Fasern im Tectum enden.

Die Axone des Tr. opticus, die von rostroventral an das Tectum opticum herantreten, breiten sich über dessen ganze Oberfläche aus und bilden dabei die erste Schicht. Sie ist in den Nauta- und Fink/Heimer-Präparaten dicht mit Axonfragmenten angefüllt (Abb. 80), die vielfach mehr oder weniger große Auftreibungen aufweisen. In der ventromedialen Verdickung verlaufen auch die Fasern, die die hintere Kappe des Tectum opticum mit visuellen Afferenzen versorgen.

Von dieser ersten Schicht, dem Stratum opticum, aus dringen die degenerierenden Axone in die daruntergelegenen Schichten des Tectum opticum ein. Wie neben den Degenerationspräparaten auch die Golgipräparate der beiden Passeriformes-Arten zeigen, verlaufen hierbei viele der Axone, die in den oberen Schichten enden, in leicht geschlängelter, schrägtangentialer Richtung bis sie sich dann in die mehr oder weniger dichten Endbäume aufspalten (Abb. 81). In den Nauta- und Fink/Heimer-Präparaten findet man daher in der dritten und vierten Schicht ein lockeres Reticulum von überwiegend degen. Fasern, die vielfach eine tangentiale Orientierung zeigen (Abb. 80). Diejenigen Fasern, die in den tieferen Schichten enden, schlagen häufig schon

kurz unter der Oberfläche eine radiale Verlaufsrichtung ein.

Bei den Eulen ist dieses Reticulum allerdings sehr aufgelockert und hauptsächlich auf die vierte Schicht beschränkt. Von der fünften Schicht ab sieht man dann fast nur noch radial orientierte, zerfallende Axone, von denen eine größere Anzahl bis in die siebente Schicht vordringen, wo sie dann in tangentialer Richtung umbiegen und sich in die Endbäumchen aufspalten (Abb. 80). Die letzteren Axone lassen sich vor allem in den Golgi-Präparaten der Passeri-formes gut beobachten, bei denen auch die tangentiale Ausbreitung ihrer Endverzweigung schön hervortritt (Abb. 84). In keinem Falle sieht man in den Nauta- und Fink/Heimer-Präparaten degen. Axonbruchstücke tiefer als bis zur äußeren Lage der achten Schicht reichen.

Degenerierende Boutons finden sich in den Agduhr-Präparaten in der ersten Schicht des kontralateralen Tectum naturgemäß keine, dafür weisen die Axone häufig mehr oder weniger starke Varikositäten auf. Im allgemeinen liegen die degen. Boutons in wechselnder Dichte in den Schichten zwei bis sieben und vereinzelt noch in acht und neun. Ihre Degenerationsformen gleichen denen der anderen primären visuellen Zentren. Beim Bandfinken lassen sie sich mit der Agduhr-Methode nur relativ schwer darstellen, so daß ihre Dichteverhältnisse in den einzelnen Schichten bei dieser Art zum Teil nicht klar zum Ausdruck kommt.

Die zweite Schicht weist bei allen Arten nur wenige degenerierende Axonendungen auf. Sie liegen hier entweder direkt am Perikaryon der kleinen Zellen oder in deren unmittelbarer Nähe.

In den anschließenden Schichten drei und vier steigt die Zahl der degen. Boutons dann sofort an. Beim Wellensittich findet man mehr von ihnen in der dritten als in der vierten Schicht, während bei den Passeres und den Galli die Anzahl der degen. Axonendungen in der vierten etwas höher zu sein scheint als in der dritten Schicht. Bei den Eulen findet sich eine stärkere Häufung degen. Boutons vor allem im Grenzbereich von Schicht drei und vier. In der Übergangszone von der vierten zur fünften Schicht ist bei diesen Vögeln in den Silberpräparaten eine auffallend helle boutonarme Zone zu beobachten.

In der fünften Schicht, der stärksten plexiformen Zone des Tectum opticum, liegen die meisten degen. Axonendungen. Der Wellensittich, bei dem diese Schicht deutlich in eine a und b Zone gegliedert ist, folgt auch in der Boutondichte der zonalen Gliederung. In der a Zone, die in den Agduhr-Präparaten ein dichtes violettbräunlich gefärbtes Neuropil aufweist, sieht man weniger degen. Axonendungen als in der b Zone mit ihrem transparenten Neuropil, die dicht mit degen. Boutons besetzt ist.

Bei den Vertretern der Passeriformes, die nur eine relativ schwache Andeutung einer zonalen Gliederung dieser Schicht erkennen lassen, finden sich im lateralen und dorsolateralen Tectumabschnitt in dem Gebiet, das der fünf a der Wellensittiche entspricht, sogar etwas mehr degen. Axonendkörperchen als im inneren Schichtabschnitt.

Die Galli und die Eulen zeigen keine zonale Gliederung in der Anordnung der sehr dicht gehäuften degen. Boutons der fünften Schicht. Im allgemeinen nimmt die Boutondichte bei diesen Arten von distal nach proximal zur sechsten Schicht hin kontinuierlich zu, um dann in der sechsten Schicht abrupt abzufallen. Nur im lateralen und dorso-

lateralen Abschnitt glaubt man manchmal eine Andeutung einer zonalen Aufgliederung der Boutonverteilung bemerken zu können. Die Dichte der degen. Boutons ist bei allen Arten im Grenzbereich zur sechsten Schicht sehr hoch.

Die sechste Schicht bildet auch zugleich die Grenze für das dichte Endkörperchenmosaik der fünften Schicht. Beim Wellensittich kann man in ihrem Bereich häufig etwas größere Endkölbchen beobachten. Bei den Passeriformes liegen nur wenige degen. Axonendungen zwischen den Zellen der sechsten Schicht.

Die siebente Schicht enthält zwar wieder zahlreichere degen. Boutons, jedoch ist ihre Dichte hier im allgemeinen nicht mehr so hoch wie in der fünften Schicht. Bei den Eulen, bei denen diese Schicht relativ dick ist, ist die Anzahl der degen. Axonendungen sogar auffallend gering.

In der achten Schicht finden sich bei den meisten der untersuchten Arten nur noch relativ wenige degen. Boutons. Ihr Ausbreitungsgebiet ist meist auf die äußeren Zelllagen dieser Schicht beschränkt. Es dürfte sich hierbei überwiegend um Endkörperchen handeln, die von Ausläufern der Axonendbäume der siebenten Schicht herkommen. Gelegentlich kann man jedoch auch noch in der neunten und bei den Bandfinken sogar noch in der zehnten Schicht einzelne degen. Axonendungen auffinden. Bei den Eulen stellt die siebente Schicht bereits die Grenze für die visuellen Afferenzen dar und in der achten Schicht findet man degen. Boutons bei ihnen nur noch als spärlichen Gelegenheitsbefund.

Nicht nur in den einzelnen tectalen Schichten, sondern auch in den einzelnen Segmenten ist die Boutondichte unterschiedlich hoch. Jedoch ist der segmentale Dichteunterschied nicht so auffällig wie der der Schichten selbst.

Quantitative Auszählungen, wie sie von COWAN und Mitarbeitern versucht wurden, gestatten jedoch meines Erachtens keine der zur Zeit anwendbaren Silberimprägnationsverfahren, da keines der Verfahren mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit alle degenerierenden Axonendungen erfaßt. Übereinstimmend mit den genannten Autoren kann man jedoch auch an dem vorliegenden Material feststellen, daß sich im lateralen und dorsolateralen Tectum eine größere Zahl degen. Boutons vorfindet als in den anderen Abschnitten.

Unter den Schichten empfängt zweifellos die fünfte Schicht, die auch die stärkste plexiforme Zone des Tectum darstellt, die meisten visuellen Afferenzen. Golgipräparate vom Bandfinken und dem Zebrafinken lassen drei verschiedene Formationen von Axonendbäumchen in der fünften Schicht erkennen. Ein Endbäumchentyp überstreicht in radialer Richtung mit seinen Ästen die ganze fünfte Schicht (Abb. 83). Ein weiterer breitet seine Verästelungen mit den Endknöpfchen unmittelbar unter der vierten Schicht in dem Gebiet der fünf a Zone aus (Abb. 81), während die Verzweigungen des dritten Typs sich im wesentlichen auf die Zone fünf b beschränken (Abb. 83). Einzelne Zweige der Axonendbäumchen des ersten und des letzten Typs greifen mit ihren synaptischen Endknöpfchen zwischen die Zellen der sechsten Schicht.

Die siebente Schicht empfängt ihre visuellen Afferenzen in Form von Radialfasern, die meist, ohne Kollateralen abzugeben, die oberen Tectumschichten durchstoßen, um sich dann in der plexiformen Zone zu einem tangential ausgebreiteten Faserendkorb aufzuspalten (Abb. 84). Einige dieser Radialfasern geben auf ihrem Weg jedoch auch Kollateralen an die fünfte Schicht ab. Gelegentlich treten Radialfasern auf, die in der siebenten Schicht noch vor der Bildung des Endkörbchens eine kurze Wegstrecke in

tangentialer Richtung zurücklegen. Einige dieser Radialfasern dringen auch in die äußere Lage der achten Schicht ein, biegen in tangentialer Richtung um und spalten sich in kleinere Äste auf, die ihrerseits dann wieder Zweige mit den Endknöpfchen tragen. Golgipräparate bilden gerade im Tectum opticum eine wertvolle Ergänzung des Degenerationsstudien, da sie den charakteristischen morphologischen Verteilungsmodus der axonalen Endstrecken klar hervortreten lassen.

4.28 D a s b a s a l e o p t i s c h e F a s e r b ü n d e l

Neben dem breiten flächigen Tr. opt. margin. diencephali und seiner Verlängerung, dem Tr. opt. margin. tecti, lassen sich im visuellen System noch zwei mehr oder weniger gut separierte Faserbündel feststellen und zwar ein afferentes Bündel, das basale optische Bündel, und ein efferentes, der Tr. isthmo-opticus.

Das basale optische Bündel, der Tr. opticus tegmenti, formiert sich auf Transversalschnitten durch die hintere Hälfte des Chiasmas erst als flaches Band meist dickkalibriger Fasern, das erst am hinteren Rande der optischen Kreuzung die charakteristische Gestalt eines eigenen Faserzuges zeigt. Die Marchi-Präparate der Hühner mit partieller Retinazerstörung lassen die Bildung dieses Faserzuges am deutlichsten erkennen. Markfasern aus allen Bündeln des Chiasmas, vor allem aber aus den distalen, ziehen nach der Kreuzung nur noch eine kurze Strecke lateral und biegen dann in dorsaler Richtung um und streben zur Unterseite des Zwischenhirnes, in dessen ventraler Wandung sie in occipitaler Richtung weiterziehen (Abb.87). Mit zunehmendem Zustrom von Fasern aus dem Chiasma wird

das erst flache Faserband zunehmend dicker und läuft nun als distinktes Bündel am ventromedialen Rand des Tr. opt. margin. entlang zum Nc. opticus tegmenti (Abb. 73). Weiter oben wurde bereits erwähnt, daß aus der Bildungsregion dieses Faserbündels auch Axone zur Pars intercalaris des praetectalen Geniculatum und zur Lamina cellularis medialis des Nc. parageniculatus tecti optici abgehen (Abb. 73). Bei Erreichen des Nc. opt. tegmenti dringen die degenerierenden Axone sowohl an dessen rostraler und rostromedialer Spitze als auch entlang seiner ganzen Ventralseite in das Kerninnere ein. Bei der Schleiereule, bei der das Faserbündel kurz nach der Bildung bereits eine rundliche Form zeigt, verbreitert es sich bei Erreichen des bei dieser Art abgeflachten Nc. opt. tegmenti wieder und die Axone laufen als flaches Band überwiegend an der Unterseite des Kernes entlang und dringen von dort aus successiv in ihn ein.

In den Agduhr-Präparaten der beiden Wachtelarten zeigen die Axone des kontralateralen basalen optischen Bündels nach 6 Tagen Überlebenszeit bereits sehr starke Zerfallserscheinungen, während die Axone der anderen Arten zu diesem Zeitpunkt nur starke Axonaufreibungen erkennen lassen. Diese rasche Degeneration des Tr. opt. tegmenti bei den Wachteln ist wohl als Grund dafür anzusehen, daß bei diesen Tieren nach 6 und mehr Tagen Überlebenszeit nur noch relativ wenige degenerierende Boutons im Kerninneren gefunden werden. In den Präparaten, die nach der Fink/Heimer-Methode angefärbt wurden, finden sich im kontralateralen Nc. opt. tegmenti bei der chinesischen Zwergwachtel jedoch zahlreiche kleine Korpuskeln, die überwiegend als degenerierende Boutons angesprochen werden können, zumal der ipsilaterale Kern Strukturen dieser Art kaum aufweist.

Bei den anderen Arten zeigen sich in den Agduhr-Präparaten zahlreiche degenerierende Axonendungen im kontralateralen Kern, wobei kompakte Elemente geringfügig überwiegen (Abb. 88). Zum Teil sind diese Endkölbchen etwas größer als in den anderen primären visuellen Zentren. Vor allem bei den Eulen finden sich wieder relativ große Formen, obgleich sie nicht die Größe der Riesenendkolben des *Nc. opt. suprarotundus* erreichen. Gelegentlich kann man eine Häufung degener. Boutons beobachten. Meist liegen sie jedoch regellos zwischen den Zellen im Neuropil oder am Perikaryon und den großen Dendriten der somatochromen Zellen.

4.3 Beobachtungen am efferenten visuellen System und anderen accessorischen Fasern des primären visuellen Systems

Das efferente visuelle System, das im *Nc. isthmo-opticus* seinen Ursprung hat, ist seit den experimentellen Arbeiten der eingangs erwähnten Autoren bei der Taube relativ vollständig aufgeklärt. Für die diesen Untersuchungen zugrundeliegenden Arten soll daher nur das Vorhanden- oder Nichtvorhandensein eines *Tr. isthmo-opticus* festgestellt werden sowie sein intra cerebraler Verlauf kurz skizziert werden. Die retrograden Zellveränderungen sind im ersten Teil der Arbeit bereits festgehalten.

Am kräftigsten ist der *Tr. isthmo-opticus* bei den *Passeriformes* und den *Galliformes* entwickelt, bei denen er als relativ starkes, distinktes Bündel erscheint, das in den Agduhr-Präparaten sich durch einen blauschwarzen Farbton seiner Axone gut von dem rötlichvioletten Ton der afferenten Fasern abhebt. Die Verlaufsrichtung des

Faserzuges stimmt bei diesen Arten im wesentlichen mit den von COWAN und Mitarbeitern bei der Taube erhobenen Befunden überein. Die Formierung des Bündels im vorderen Abschnitt läßt sich besonders gut an einem Kuhn- und einem Bandfinkengehirn beobachten, die nach der Methode von Agduhr imprägniert wurden und deren afferente optische Fasern fast vollständig in kleine Fragmente zerfallen sind, während die efferenten keine Alterationen erkennen lassen. Im Chiasma dieser Gehirne zeigen die intakten Axone noch keine Anzeichen einer Formierung zu einem Bündel. Lediglich im rostralen Abschnitt unter dem praeoptischen Recessus sind sie geringfügig stärker gehäuft. Unmittelbar nach der Kreuzung formieren sich die Fasern zu einem distinkten Bündel, das zwischen der ventrolateralen Wandung des Zwischenhirnes und den afferenten Fasern des Tr. opt. margin. diencephali eingekeilt liegt. Es zieht vor und unter der rostralen Spitze des ventralen Geniculatum zusammen mit dem marginalen optischen Tract weiter in dorsolateraler und occipitaler Richtung.

Das Faserbündel des Tr. isthmo-opticus der von mir untersuchten Passeriformes verläuft also nicht, wie HUBER und CROSBY das für den Haussperling angeben, dorsal vom ventralen Geniculatum. Möglicherweise liegt hier eine Verwechslung mit dem diffusen afferenten diencephalen Bündel des Tr. opticus und mit Fasern des supraoptischen Commissurensystems vor.

Auf seinem weiteren Weg in occipitaler Richtung behält das efferente Faserbündel dorsad ansteigend seine Lage am dorsomedialen Rand des Tr. opt. margin. bei und sinkt erst weiter hinten, etwa auf der Höhe der praetectalen Kerne, etwas in die Tiefe ab, um am dorsomedialen Rand des Tectum bis zu dessen Occipitalregion zu ziehen. Hier steigt es unter Auflockerung und Verbreiterung in

ventromedialer Richtung zum Nc. isthmo-opticus ab. Die Axone erreichen zuerst die dorsolaterale Seite des Kernes und dringen, indem sie ihn korbartig umspinnen, mit Ausnahme von ventral allseitig in ihn ein.

Beim Wellensittich, der einen relativ kleinen und mehr in die Tiefe versenkten Nc. isthmo-opticus aufweist, ist auch der Tr. isthmo-opticus weniger gut entwickelt und histologisch etwas schwieriger zu identifizieren. Am besten treten seine Axone bei einem nach Agduhr imprägnierten Gehirn hervor, bei dem ebenfalls die Axone der visuellen Afferenz bereits in kleine Bruchstücke zerfallen sind. Bildung und Verlauf des efferenten Faserzuges stimmen hier im rostralen Gebiet im wesentlichen mit den oben genannten Arten überein. Jedoch fehlt ihm wegen der aufgelockerten Anordnung der Axone und ihrer relativ geringen Anzahl der Charakter eines selbständigen Faserbündels. Nur auf der Höhe des Nc. opt. suprarot. zeigt die Faseranordnung vorübergehend mehr das Aussehen eines eigenen Bündels, jedoch verliert sich dieser Eindruck sofort wieder, wenn weiter hinten die Axone tiefer absinken und sich den Fasern der tieferen tectalen Schichten zugesellen. Sie treten erst wieder beim Abstieg und Eintritt in den Nc. isthmo-opticus breit aufgefächert in Erscheinung.

Bei der Schleiereule mit ihrem kleinen Nc. isthmo-opticus ist bereits der Abgang der efferenten Axone vom Kern sehr diffus. Sie lassen sich auf der vorliegenden Serie nur bis zum Tectum opticum verfolgen, wo sie dann unter der Menge der anderen Axone verschwinden.

Der größere Nc. isthmo-opticus des Waldkauzes bedingt auch eine größere Anzahl efferenter Axone, deren Weg anfangs auf Sagittalschnitten entlang dem medialen Tectum-

rand leichter zu verfolgen ist. Weiter chiasmawärts verschwinden sie dann jedoch ebenfalls unter den vielen anderen tectalen Fasern.

An den Fasern des Tr. isthmo-opticus lassen sich sowohl in den Nauta- und Fink/Heimer-Präparaten als auch in den Marchi-Präparaten verschiedentlich degenerative Veränderungen beobachten, die über das praetectale Areal hinaus bis zum Kern reichen (Abb. 89). Ähnliche Beobachtungen machten auch COWAN und Mitarbeiter. Zwar sind im vorderen Abschnitt auch afferente Fasern beteiligt, die zur Pars lateralis des Nc. areae praetectalis ziehen, und man beobachtet häufig, daß nach Passieren dieses Gebietes durch den efferenten Faserzug die Anzahl seiner degenerierenden Fasern etwas abnimmt. Aber trotzdem findet man in manchen Hirnserien noch relativ viele degen. Fasern, die zweifellos dem efferenten System angehören. Dieses Phänomen der retrograden Axondegeneration, um ein solches mußte es sich hierbei wohl handeln, ist jedoch nicht bei allen Individuen und Arten in gleicher Weise und gleicher Stärke zu beobachten. Während es beim Bandfinken sehr stark ausgeprägt ist, sind bei den Zebrafincken hinter der praetectalen Region nur noch relativ wenige degenerativ veränderte Fasern zu beobachten. Das Bild dieser retrograden Degeneration scheint auch etwas von der angewendeten Technik abzuhängen, da bei Wellensittichen mit 11 Tagen Überlebenszeit in den Nauta-Präparaten sich degenerativ veränderte Axone finden, während ein anderes Tier, das sogar 22 Tage überlebte, in den Agduhr-Präparaten keine Veränderungen an den efferenten Axonen erkennen läßt. Auch an anderen Agduhr-Serien, allerdings mit kürzeren Überlebenszeiten, kann man keine Veränderungen der efferenten Axone feststellen.

Degenerierende Boutons in größerer Zahl sind bei keiner der untersuchten Vogelarten im Nc. isthmo-opticus zu be-

obachten. Gelegentlich findet man im Neuropil, vor allem bei den Eulen, einzelne Schlingen. Sie sind jedoch so selten, daß sie nicht als morphologischer Ausdruck einer degenerierenden direkten visuellen Afferenz zu diesem Kern angesehen werden können.

Erwähnenswert ist noch ein System von Nervenfasern, das sowohl im diencephalen als auch im tectalen Tr. opt. marginalis verläuft und das auch nach längerer Überlebenszeit noch keine Alteration der Axone erkennen läßt. Besonders deutlich tritt es in den Agduhr-Präparaten hervor, in denen die afferenten visuellen Fasern bereits sehr stark fragmentiert sind, wie das bei je einer Transversalserie vom Gehirn eines Wellensittiches und eines Zebrafinken sowie mehrerer Serien von Hühnergehirnen der Fall ist. Die Hauptmasse dieser Fasern verläuft hier in der inneren der dem Gehirn anliegenden Lage des Tr. opticus marginalis. Ein Teil von ihnen scheint dem tecto-diencephalen Fasersystem anzugehören, von dem Teile als kleine Axonbündelchen sowohl das ventrale als auch das praetectale Geniculatum sowie den Nc. parageniculatus tecti optici durchqueren. Einige dieser Axone können verschiedentlich bis in das supraoptische Kommissurensystem hinein verfolgt werden. Ein weiterer Teil dieses Fasersystems scheint jedoch in den genannten Kernen seinen Ursprung oder seine Endigungsstätte zu haben. Die Verlaufsrichtung dieser Axone ist wie die der vorhin genannten Fasern häufig tectalwärts gerichtet. Manchmal treten sie erst mehr oder weniger rechtwinkelig in den Tr. opt. ein, biegen dann jedoch alsbald um und schließen sich den afferenten Fasern an. Verschiedentlich lassen sich in dieser Gruppe und auch in der, die direkt vom Tectum herkommt, Axone beobachten, die zum Chiasma opticum ziehen und in den optischen Nerven einzutreten scheinen. Ob diese letzteren Fasern ein zweites efferentes System repräsentieren, bedarf noch der Klärung.

5.

Diskussion

Die Exstirpation eines Auges sowie eine einseitige totale oder partielle Retinazerstörung zeigen auch bei dem vorliegenden Vogelmaterial in Übereinstimmung mit den Befunden von COWAN, ADAMSON und POWELL (1961) an Tauben, HIRSCHBERGER (1967) an Eulen, KARTEN und NAUTA (1968) an Tauben und Eulen und HARTWIG (1970) an Weißhauptammern, daß sowohl die afferenten optischen Fasern als auch die efferenten aus dem Nc. isthmo-opticus im Chiasma opticum zur kontralateralen Seite kreuzen. Vereinzelt können allerdings auch in den verschiedenen primären visuellen Zentren der ipsilateralen Seite praeterminale Axonaufreibungen und degenerierende Boutons beobachtet werden. Sie sind jedoch, abgesehen von den Fällen, bei denen der ipsilaterale Tractus opticus im Verlauf der Operation verletzt wurde, so spärlich und regellos verteilt, daß sich keine morphologische Gesetzmäßigkeit erkennen läßt. In keinem dieser Fälle ist ein degenerierendes Bündel geschlossen ipsilateral ziehender Fasern zu beobachten, wie dies POLYAK (1957) bei der Taube gesehen haben will. Auch COWAN und Mitarbeiter bemerkten nichts von der Existenz eines solchen Faserbündels. Es ist naheliegend, die vereinzelt ipsilateral auftretenden Boutondegenerationen auf visuelle Fasern zurückzuführen, die durch eine Störung in der Entwicklungsmechanik der auswachsenden Axone eine ipsilaterale Verlaufsrichtung einschlugen. Eine funktionelle Bedeutung würde ihnen dann nicht zukommen. Gestützt wird diese Annahme einmal durch die Beobachtung aberrierender Axone in der Ontogenese, wie sie von CAJAL gemacht wurde, und zum anderen durch den Befund, daß die wenigen ipsilateral degenerierenden Axone und Axonendungen nicht bei allen Individuen

der gleichen Art und in den gleichen Kernen angetroffen werden. Allerdings kann nicht ausgeschlossen werden, daß sich ein Teil der besonders dünnen myelinlosen Fasern mit einem Durchmesser unter $1\ \mu$, wie sie von BINGGELI und PAULE (1969) bei der Taube im Elektronenmikroskop beobachtet wurden, der Darstellung durch die angewendeten Imprägnationsverfahren entzieht und eine ipsilaterale Verlaufsrichtung einschlägt. Eine elektronenmikroskopische Untersuchung zur endgültigen Klärung des Problems einer ipsilateral ziehenden visuellen Afferenz bei Vögeln scheint daher dringend geboten.

Abgesehen von dieser Frage läßt sich feststellen, daß das morphologische Substrat der primären visuellen Afferenz der Vögel von sehr komplexer Natur ist und, obwohl nicht direkt vergleichbar, dem Säuger an Vielfalt nicht nachsteht, sondern es sogar übertrifft. So finden sich allein im Zwischenhirn der Vögel fünf primäre visuelle Zentren, von denen das ventrale und das praetectale Geniculatum sowie der Nc. lateralis anterior bereits länger bekannt sind, während der Nc. opticus suprarotundus und das visuelle Gebiet im Nc. areae praetectalis pars lateralis erst in den letzten Jahren als primäre visuelle Zentren erkannt wurden. Im Gebiet des Mittelhirnes sind bislang drei afferente primäre visuelle Zentren, das Tectum opticum, der Nc. parageniculatus tecti optici und der Nc. opticus tegmenti bekannt, während der Nc. isthmo-opticus ein Ursprungsgebiet für die efferente visuelle Projektion darstellt.

Unter den diencephalen Kernen ist in erster Linie der Nc. opticus suprarotundus von Interesse, da die enorme Hypertrophie dieses Kernes bei den Eulen bereits von der Morphologie her gewisse Rückschlüsse auf seine Funktion zuläßt. Zudem ist er das wahrscheinlich einzige primäre

visuelle Zentrum des Zwischenhirnes, das eine direkte afferente Verbindung mit dem Vorderhirn hat.

COWAN, ADAMSON und POWELL erwähnten bei der Taube keine Endung von Fasern des Tr. opticus im Zellgebiet über der rostralen Rotundusspitze. Obgleich die Autoren das diffuse optische Fasersystem im rostralen Zwischenhirn der Taube ausführlich darstellten, scheinen sie keine Axone beobachtet zu haben, die, wie z.B. bei den Wellensittichen und den Passeriformes, um die rostrale Spitze des Nc. rotundus herumziehen und in den Nc. opticus suprarotundus eintreten. Ebenso scheinen nach ihrer Beschreibung bei der Taube diejenigen Axone, die das ventrale Geniculatum durchstoßen, nur zum Nc. lat. ant. zu ziehen, da sie auch von diesem Bündel keine perirotund verlaufenden Fasern erwähnen. Jedoch fehlt dieses System bei den Tauben keineswegs, wie die kurze Mitteilung von KARTEN und NAUTA (1968) zeigte. Bei den Galliformes, die auf einer niederen Evolutionsstufe stehen, ist die histologische Differenzierung des visuellen Areals im Bereich des Nc. dorsolateralis anterior noch nicht soweit fortgeschritten, daß man es eindeutig als eine von diesem Kern abtrennbare zytoarchitektonische Einheit auffassen könnte. Wie auch die Befunde an den beiden Wachtelarten zeigen, ist das Zellgebiet des Nc. dorsolateralis anterior bei den Galliformes auch anderweitig noch kaum gegliedert. Man kann daher bezüglich dieses Kernareals voll mit KUHLENBECKs Feststellung übereinstimmen, daß es ihm nicht gelungen sei, die von HUBER und CROSBY beim Sperling festgestellten Untergliederungen dieses Kernareals auch beim Huhn aufzufinden. Da im Gegensatz dazu bei den relativ hochevoluierten Wellensittichen und den Passeres sowie bei den Strigiformes das Gebiet des Nc. dorsolateralis zytoarchitektonisch gut gegliedert ist und der Nc. opticus suprarotundus als architektonische

Einheit hervortritt, geht man wohl nicht fehl in der Annahme, daß bei den niederevoluierten Formen, wie den Galli, sich erst eine nucleare Aufgliederung des Dorso-lateraliskomplexes anbahnt.

Ein Hinweis auf die funktionelle Bedeutung des Nc. opticus suprarotundus ergeben die Befunde an den Eulen, bei denen die enorme Vergrößerung dieses Kernes mit einem rostrad und chiasmawärts gerichteten Wachstum einhergeht. Wobei letzteres Phänomen geradezu als Paradebeispiel für ein zum Rezeptor gerichtetes Wachstum im afferenten sensorischen Bereich gewertet werden kann, das der von ARIENS KAPPERS (1920) formulierten Lehre von der Neurobiotaxis entspricht. Berücksichtigt man dazu die zum Teil sehr großen degenerierenden Boutons in diesem Kern der Eulen sowie die relativ zahlreichen dickkalibrigen und wahrscheinlich schnell leitenden Axone, die vom Tr. opticus aus in ihn hineinziehen, so scheint die Annahme berechtigt, daß dieses Zentrum speziell für die Dunkelaktivität von Bedeutung ist und im Zusammenhang damit beim Beuteerwerb der Eulen eine Rolle spielt. Bei den untersuchten Tagvögeln, die zumindest im Bezug auf den Nahrungserwerb kaum Dunkelaktivität zeigen, wurde bislang noch keine Art mit einer ähnlichen Hypertrophie des Nc. opticus suprarotundus aufgefunden. Im Zusammenhang damit ist auch die Arbeit von PRITZ, MEAD und NORTHCUTT von Interesse, die zeigen konnten, daß bei der Taube die Wulstregion, zu der nach KARTEN und NAUTA der Nc. opticus suprarotundus projizieren soll, für die Hell-Dunkelunterscheidung, jedoch nicht für die Farbumterscheidung von Bedeutung ist.

Ursprünglich wurde von mir (HIRSCHBERGER 1967) dieser Kern bei den Eulen vergleichend-anatomisch so gedeutet, daß eine Hypertrophie des Nc. lateralis anterior und

eine sekundäre Verschmelzung mit dem Nc. opticus suprarotundus vorläge. Meine neuen Befunde zeigen jedoch, daß die Hypertrophie den Nc. opticus suprarotundus allein betrifft und daß der Nc. lateralis anterior bei den Eulen als lockere Zellgruppierung ventral davon gelegen ist.

Nach KARTEN und NAUTA (1968) soll bei der Kanincheneule der Kernkomplex, den ich als Nc. opticus suprarotundus bezeichne, aufsteigende Fasern zur Wulstregion senden. Auch POWELL und COWAN (1961) fanden, daß bei der Taube eine Verbindung zwischen dem Nc. dorsolateralis anterior und dem Hyperstriatum oder dem angrenzenden dorsomedialen Hemisphärenrand besteht. Jedoch meinten COWAN, ADAMSON und POWELL, daß keine direkten Verbindungen der primären visuellen Zentren des Zwischenhirnes mit dem Telencephalon bestünden. Diese Feststellung scheint nach dem jetzigen Stand unseres Wissens nur noch bedingt richtig zu sein und zwar nur dann, wenn man das primäre visuelle Gebiet im Bereich des Nc. dorsolateralis anterior, das den genannten Autoren noch nicht bekannt war, außer acht läßt. Auch bei den Wellensittichen und den Passeriformes ist dieses Gebiet über den Tr. thalamofrontalis lateralis mit dem Vorderhirn verbunden, wie bereits Normalpräparate deutlich zeigen. Allerdings steht der experimentelle Nachweis für aufsteigende Fasern zur Wulstregion bei diesen Gruppen noch aus. Ein Vergleich dieses Systems mit der retino-thalamisch-telencephalen Projektion der Säuger, wie er von KARTEN und HODOS (1970) gemacht wurde, kann wegen der ungeklärten Homologieverhältnisse des Nc. opticus suprarotundus und des völlig anders aufgebauten Cortex der Vögel vorerst nur als eine konvergente, nicht aber bereits homologe Entwicklung gewertet werden.

Nach der Untersuchung von ADAMO (1967) existieren zumindest absteigende Verbindungen auch noch zwischen dem Hyperstriatum und dem Nc. lateralis anterior sowie einem sog. "kleinzelligen Abschnitt" des ventralen Geniculatum. Für den Nc. lateralis anterior der Wellensittiche findet sich eine Bestätigung in Golgipräparaten, die zeigen, daß Axone aus dem Tr. septomesencephalicus sich in diesem Kern zu Endbäumchen aufspalten.

Ob die bei den Eulen so auffallende Reduktion der visuellen Afferenzen zum ventralen und praetectalen Geniculatum in einem ursächlichen Zusammenhang mit der Hypertrophie des Nc. opticus suprarotundus steht, ist vorerst nicht klärbar. Die geringe Zahl degenerierender Boutons in den beiden Geniculata der Eulen, auf die ich bereits 1967 hinwies, scheint jedenfalls nicht imprägnationstechnisch bedingt zu sein, da sie sich nunmehr mit zwei verschiedenen Imprägnationsverfahren in annähernd gleicher Weise manifestiert. Zweifellos gestattet es die Unvollkommenheit unser Silberfärbeverfahren noch nicht, durch Auszählung degenerierender Boutons eine quantitative Aussage über den Versorgungsgrad einzelner Zentren mit Afferenzen zu machen. Aber trotzdem kann man meines Erachtens die Dichte degenerierender Boutons, vor allem wenn sie sich durch mindestens zwei verschiedene Darstellungsverfahren in annähernd gleichen Bildern manifestiert, als Gradmesser für die Intensität werten, mit der ein Endgebiet an der Verarbeitung von Afferenzen beteiligt ist, die sich auf mehrere Zentren verteilen. Da die beiden Geniculata bei den Tagvögeln erheblich mehr degenerierende Axonendkörperchen aufweisen als bei den Eulen, kann man wohl sicher annehmen, daß ihre Funktion vorwiegend auf das Tagsehen bezogen ist. Welcher Art sie ist, läßt sich mangels physiologischer Daten nicht weiter präzisieren. Ein Zusammenhang mit dem Farbsehen

scheint nicht sehr wahrscheinlich.

Unklar ist die Bedeutung des dreischichtigen Aufbaues, der sowohl den Nc. parageniculatus tecti optici als auch das praetectale und ventrale Geniculatum auszeichnet. Wobei allerdings bei letzterem die äußere Zellschicht bei einigen Arten fehlen kann. Eine Beziehung der Schichtung zu retinalen Quadranten läßt sich bei den Hühnern mit partieller Retinazerstörung nicht feststellen. Dies ist auch nicht weiter verwunderlich, da bei den Vögeln eine ipsilaterale retinale Feldprojektion fehlt. Ebenso wenig gibt der Vergleich zwischen tag- und nachtaktiven Formen Hinweise für eine Beziehung dieser Schichtung zum skotopischen oder photopischen Apparat.

Die Axone der Zellen der äußeren Zellschicht des ventralen Geniculatum verlaufen, wie Golgipräparate zeigen, im Tr. opticus marginalis und zwar sowohl tectal- als auch chiasmawärts. Ob die in Richtung Chiasma opticum strebenden Axone zur Retina ziehen oder in das supra-optische Kommissurensystem eindringen, ist noch zu klären.

In einer Untersuchung über die Entwicklung und Struktur der praetectalen Zellgebiete wies KUHLENBECK (1939) darauf hin, daß Fasern vom Tr. opticus in die Pars lateralis des von ihm als Nc. areae praetectalis bezeichneten Kernes eindringen, während COWAN und Mitarbeiter sowie HIRSCHBERGER in ihren experimentellen Untersuchungen keine Fasern dieser Art erwähnten. KARTEN und NAUTA (1968) berichteten von einer mit degenerierenden Boutons angefüllten, scharf begrenzten Zone, die bei Tauben im lateralen Abschnitt der Area praetectalis liegt. Wie die vorliegende Untersuchung zeigt, lassen sich die Beobachtungen von KUHLENBECK und von KARTEN und NAUTA auch für

die acht Vogelarten bestätigen, die dieser Arbeit zugrundeliegen. Es ist allerdings fraglich, ob die ganze Pars lateralis des Nc. areae praetectalis als primäres visuelles Zentrum angesehen werden kann, da eine exakte zytoarchitektonische Abgrenzung dieses Gebietes schwierig ist und auch von KUHLENBECK nicht durchgeführt wurde. Nach den vorliegenden Präparaten scheint nur ein Teil der Pars lateralis unter Einbeziehung von Zellen der lateralen Randpartie der Pars medialis visuelle Afferenzen zu empfangen. Da vor allem bei den Mellensittichen dieses primäre visuelle Gebiet eine selbständige zytoarchitektonische Einheit bildet, kann man annehmen, daß die phylogenetische Entwicklungstendenz darauf zielt, aus dem Material des Nc. areae praetectalis einen eigenen Kern speziell für visuelle Afferenzen abzuspalten. Leider liegen keine Daten über weitere Faserverbindungen dieses Areals mit anderen Zentren vor, so daß Rückschlüsse auf die funktionelle Bedeutung dieses Gebietes vorerst unmöglich sind.

Wie bekannt, ist das Tectum opticum bei den Vögeln die wichtigste Endigungsstätte für die visuellen Afferenzen. Dies gilt auch noch für die Eulen, obwohl bei ihnen, vor allem bei den Tytonidae, sich eine leichte Reduktion der tectalen Masse erkennen läßt. Wahrscheinlich steht diese Reduktionserscheinung bei den Eulen teilweise in direktem Zusammenhang mit der Hypertrophie des Nc. opticus suprarotundus und der damit verbundenen Verlagerung eines größeren Teiles der visuellen Afferenz auf das Zwischenhirn.

Da das Tectum opticum über Zwischenneurone auch mit anderen sensorischen Gebieten verbunden ist und zugleich vielfache Bahnverbindungen zu den effektorischen Zentren besitzt, ist es nicht nur ein primäres sensibles Endge-

biet, sondern kann zugleich als Ort hoher integrativer Tätigkeit angesehen werden. Morphologisch manifestiert sich dies neben den vielfältigen Faserverbindungen vor allem in dem komplexen, geschichteten Aufbau mit einem regelmäßigen Wechsel von Neuropilzonen und Zellschichten. Gruppenunterschiede in der Schichtdicke, ihrer histologischen Strukturierung und der Verteilung sowie der Dichte der degenerierenden Boutons weisen auf funktionelle Unterschiede hin, deren Präzisierung jedoch vorerst noch nicht möglich ist.

Obwohl degenerierende Axonendkörperchen nur in den äußeren Schichten und zwar regelmäßig bis zur siebenten und teilweise achten Schicht zu finden sind, können auch die Zellen der tieferen Schichten noch direkt visuelle Impulse empfangen, wie in Übereinstimmung mit den Befunden von S. RAMON Y CAJAL (1911) und P. RAMON Y CAJAL (1943) die Golgipräparate überzeugend demonstrieren. Vor allem aus der neunten und zehnten Schicht, aber gelegentlich auch noch aus tieferen Regionen ziehen die radialen Hauptdendriten pyramidenförmiger Zellen bis in die obersten Tectumlagen, so daß die Aufnahme visueller Impulse histologisch gewährleistet zu sein scheint. Da speziell diese Zellen über das Perikaryon und ihre kurzen Nebendendriten noch Afferenzen aus anderen Gebieten des ZNS aufnehmen können, kann man sie als koordinativ wirkende Elemente ansehen.

Die fünfte Schicht, die mit Ausnahme der Schleiereule die dickste Neuropilschicht des Tectum darstellt, enthält, wie schon COWAN und Mitarbieter feststellten, die meisten Endkörperchen der visuellen Affferenz. Nach den Golgipräparaten zu schließen, werden diese Endkörperchen von drei verschiedenen Faserendkörpern gebildet, wovon einer in radialer Richtung die ganze plexiforme Zone überstreicht, während sich die beiden anderen auf die innere

oder äußere Lage beschränken. Dies bedeutet, daß die visuellen Informationen auch innerhalb einer Schicht aufgliedert werden können.

Von Interesse ist der Befund von COWAN und Mitarbeitern, daß bei der Taube nur wenige degenerierende Boutons in der vierten Schicht zu sehen sind, da sie die in der vorliegenden Untersuchung festgestellten artspezifischen Unterschiede zu bestätigen und zu erweitern scheinen. So zeigen die Wellensittiche ebenfalls relativ wenige degenerierende Axonendkörperchen in dieser Schicht, während sie bei den Galli, den Passeres und bei den Eulen gar nicht selten sind.

Die auffallend geringe Anzahl degenerierender Boutons in der siebenten Schicht bei den Eulen (HIRSCHBERGER 1967) ist vor allem deshalb bemerkenswert, da bei ihnen diese plexiforme Schicht relativ dick ist und bei der Schleiereule fast die Stärke der fünften Schicht erreicht. Falls nicht ein Imprägnationsfehler vorliegt, kann man annehmen, daß diese Schicht bei den Eulen noch wesentliche Afferenzen aus nichtvisuellen Bezirken des Gehirnes erhält. Allerdings ist die Boutondichte bei den Eulen, und hier wiederum am ausgeprägtesten bei der Schleiereule, auch in den oberen Tectumschichten im Vergleich mit den Tagvögeln relativ gering. Auf die Rolle, die der Mc. opticus suprarotundus bei der Abnahme des Zustromes visueller Afferenzen zum Tectum dieser Vögel spielt, wurde bereits hingewiesen. Ein weiterer noch ungeklärter Faktor scheint der sehr hoch entwickelte Gehörsinn der Eulen zu sein, der nach NEBS (1966) einen Teil der visuellen Funktionen beim Beuteerwerb übernimmt. Für diese gegenüber den Tagvögeln hohe Entwicklung des Gehörsinnes der Eulen sprechen auch die Befunde von COBB (1963 und 1964), der feststellen konnte, daß bei dieser Vogelgruppe der Mc. mesencephalicus lateralis

pars dorsalis das Homologon der hinteren Vierhügel der Säuger im Vergleich zu den Tagvögeln eine beträchtliche Massenzunahme gegenüber dem Tectum opticum erlangt.

Durch die totale Kreuzung der optischen Fasern im Chiasma opticum könnte der Eindruck entstehen, daß die beiden Tectumhälften unabhängig voneinander arbeiten. Das stark entwickelte Fasersystem der Commissura tectalis läßt jedoch bereits einen Informationsaustausch zwischen den beiden Tectumhälften erwarten. Die elektrophysiologischen Untersuchungen von ROBERT und CUENOD (1969) bestätigten dies auch für das visuelle System. Die beiden Autoren zeigten, daß bei der Taube die visuellen Informationen, die eine Tectumhälfte erreichen, über Interneurone und das Kommissurensystem an die andere Tectumhälfte weitergegeben werden.

Vom Tectum opticum gelangen ebenfalls visuelle Informationen über den Nc. rotundus als Zwischenstation zum Vorderhirn und zwar zum Ektostriatum, wie KARTEN und Mitarbeiter (1966 und 1970) zeigten. POWELL und COWAN (1961) allerdings erhielten nur nach Zerstörung des anterolateralen Abschnittes des Paleostriatum augmentatum eine retrograde Zellreaktion im Nc. rotundus, so daß wohl erst weitere Untersuchungen Klarheit über das Endgebiet dieses sekundären visuellen Informationsweges im Telencephalon erbringen werden.

Übereinstimmend mit den Befunden von COWAN und Mitarbeitern läßt sich zwar feststellen, daß auch bei dem vorliegenden Material die Axone des Tr. opticus tegmenti überwiegend sehr kräftig sind, aber ein rascherer degenerativer Zerfall, wie er von diesen Autoren bei der Taube beobachtet wurde, läßt sich nur bei den Mächeln feststellen, während bei den anderen Arten kein gravierender

Unterschied in der Degenerationsgeschwindigkeit zwischen den Axonen des Tr. opticus tecti und den anderen afferenten Fasern zu beobachten ist.

Von COWAN und seinen Mitarbeitern wurden Axone in den tieferen Lagen des Tr. opticus marginalis beschrieben, die auch nach längerer Überlebenszeit ohne Veränderungen persistieren. Dieser Befund läßt sich auch an dem vorliegenden Material bestätigen. Am zahlreichsten sind diese Fasern im ventromedialen Tr. opticus marginalis tecti und im Tr. opticus marginalis diencephali. Ihr Verlauf konnte im Rahmen dieser Arbeit nicht geklärt werden. Einige der tectalen Axone entsprechen wohl den von S. RAMON Y CAJAL (1911) beschriebenen Fasern, die das Tectum opticum über die erste Schicht verlassen. Allem Anscheine nach sind jedoch auch das praetectale und das ventrale Geniculatum sowie der Nc. parageniculatus tecti optici an der Bildung dieses Fasersystems beteiligt, wie z.B. die bereits erwähnten Zellen der äußeren Zellschicht des ventralen Geniculatum demonstrieren. Einige der diencephalen Kerne, so die beiden Geniculata, scheinen auf diesem Wege mit dem Tectum verbunden zu sein. Andere Fasern dieses Systems lassen sich bis in das supraoptische Kommissurensystem verfolgen und wieder andere durchqueren die beiden Geniculata und verlieren sich dann im Thalamus. Bei den letzteren ist vor allem an eine hypothalamische Verbindung mit dem visuellen System zu denken. Diejenigen der persistierenden Axone aus den tieferen Lagen des Tr. opticus marginalis, die in das Chiasma opticum eintreten, lassen ein weiteres efferentes Fasersystem als wahrscheinlich erscheinen. Wenn ihr Ursprung in einem der primären Zentren der visuellen Afferenz liegt, so ist anzunehmen, daß die Ursprungszellen sehr diffus verteilt sind, da in diesen Zentren auffallende retrograde Zellveränderungen im Nisslbild nicht zu beobachten sind.

Die Veränderungen, die an den primären visuellen Zentren nach einseitiger Deafferentierung und längerer Überlebenszeit im Missbild erscheinen, manifestieren sich einerseits in einem Substanzschwund des betroffenen Zentrums, der meist deutlich in Erscheinung tritt, und andererseits in Zellveränderungen, die relativ selten und nicht leicht zu erfassen sind. Der Substanzschwund zeigt sich bei den Arten, die längere Zeit überlebten, in erster Linie in der Neuropilzone, wie dies beim ventralen und praetectalen Geniculatum, dem Nc. parageniculatus tecti optici und dem Nc. areae praetectalis der Fall ist. Ebenso geben im Tectum opticum die analogen plexiformen Schichten den Substanzverlust am deutlichsten wieder. Zurückzuführen ist diese Neuropilatrophie mit Sicherheit zu einem Teil auf die Degeneration der axonalen Endkörbe. Zum anderen ist jedoch auch noch an einen partiellen Einschmelzungsprozeß von Dendriten der betroffenen Zellen dieser Zentren zu denken, wie ihn u. a. auch SIOU (1963) beim Kaninchen beschrieb. Dieser partielle Dendriteneinschmelzungsprozeß erscheint vor allem bei den Hühnerküken sehr wahrscheinlich, da bei ihnen die Schrumpfung der Neuropilzone nach relativ kurzer Zeit bereits sehr stark ist und durch den Verlust von Axonendkörbchen allein nicht mehr zu erklären ist. Eigenartigerweise läßt sich sowohl am Nc. lateralis anterior als auch am Nc. opticus supratotundus kein augenfälliger Verlust an Kernsubstanz feststellen. Wahrscheinlich kommt es hier zu keinem Einschmelzungsprozeß von Dendriten. Höchstwahrscheinlich kommt dieses Phänomen dadurch zustande, daß wie beim Nc. lateralis anterior Afferenzen aus anderen Hirngebieten sich gleichmäßig über die Kernzone erstrecken und dadurch ein Dendriteneinschmelzungsprozeß verhindert wird.

Zellveränderungen treten vor allem im ventralen und praetectalen Geniculatum sowie im Nc. parageniculatus tecti optici und bei den Hühnerküken auch im Tectum opticum auf.

Bei den genannten Kernen sind es vor allem die Zellen im Neuropil und in der äußeren Zellschicht sowie in der sog. Lamina cell. med. des Nc. parageniculatus tecti optici, die transneuronal bedingte, stärkere Veränderungen zeigen. Schwer zu beurteilen sind Phänomene wie z.B. eine leichte Aufhellung der Nisslsubstanz im Kresylbild, da noch wenige Erfahrungsdaten über den Prozeß der antegraden transneuronalen Degeneration bei Vögeln vorliegen.

Auffällig ist, daß in den oben genannten drei Kernen Zellreaktionen in der inneren Zellschicht sehr selten sind. Entweder reagieren diese Zellen auf den Deafferentierungsprozeß von Natur aus sehr träge und die Überlebenszeiten waren zu kurz - allerdings sollte man dann annehmen, daß wenigstens bei den Hühnerküken ähnlich wie in ihrem Tectum opticum eine transneuronale Zellreaktion auftritt - oder diese Schicht erhält noch aus anderen Gebieten Afferenzen, so daß kein totaler Afferenzausfall erfolgt und somit eine durch Funktionsausfall bedingte Atrophie der Zellen vermieden wird. Diese Überlegungen sind natürlich auch ganz besonders für die Kerne von Bedeutung, die wie der Nc. lateralis anterior und der Nc. opticus suprarotundus keine transneuronalen Zellreaktionen erkennen lassen. Für den Nc. lateralis anterior sind solche nicht visuellen Afferenzen durch die Untersuchung von ADAMO (1967) und durch meine Beobachtungen an Golgipräparaten gesichert, so daß zumindest für diesen Kern der Mangel einer transneuronalen Zellreaktion durch den Zustrom weiterer Afferenzen erklärt wird.

Ausgedehnte retrograde Zellveränderungen lassen sich nur im Nc. isthmo-opticus beobachten, der, wie die Untersuchungen von WALLENBERG (1898), von COWAN, ADAMSON und POWELL (1961), COWAN und POWELL (1963) sowie DOWLING und COWAN (1966) eindeutig zeigten, seine Axone zur Retina sendet. Bei den meisten adulten Tieren der in dieser

Arbeit untersuchten Arten zeigen nach einseitiger Augenexstirpation oder Retinazerstörung die Zellen des kontralateralen Kernes je nach Überlebenszeit alle Stadien der zentralen Chromatolyse. Bei den Hühnerküken folgt auf dieses Stadium, wie zu erwarten, sehr schnell der Zelluntergang, während dieser Vorgang bei den erwachsenen Tieren erheblich mehr Zeit beansprucht.

Interessant ist, daß zwar bei allen diesen Arten, die ja zum Teil recht verschiedenen Ordnungen entstammen, der Nc. isthmo-opticus vorhanden ist, daß aber seine relative Größe recht unterschiedlich ist. Bei den Wellensittichen und den Strigiformes ist er relativ klein und nicht gefaltet, während er bei den Passeriformes und den Galli groß, histologisch gut gegliedert und vielfach gefaltet ist. Über die Bedeutung dieser Differenzierungs- und Größenunterschiede könnte mangels physiologischer Daten nur spekuliert werden. Die Untersuchungen von MC GILL, POWELL und COWAN (1966) zeigten jedenfalls, daß bei den Tauben eine präzise topographische Korrelation zwischen der afferenten Projektion von der Retina zum Tectum opticum und der efferenten Projektion vom Tectum über den Nc. isthmo-opticus zur Retina besteht und zwar der Art, daß die bei der Afferenz auftretenden Quadrantenverdrehungen in der Efferenz wieder ausgeglichen werden.

Das Auffinden von Homologien zwischen cerebralen Strukturelementen von Vögeln einerseits und von Säugern andererseits bereitet in manchen Fällen erhebliche Schwierigkeiten. Dies gilt nicht zuletzt auch für einige der primären visuellen Zentren. Der Grund hierfür liegt nicht nur an der anders gearteten Schädelkonstruktion der Vögel und den damit verbundenen topographischen Verschiebungen, sondern vor allem in dem langen Weg, den beide Gruppen in der Stammesgeschichte getrennt zurücklegten. Hierbei

nahmen, wie heute allgemein anerkannt wird, die Vögel ihren Ausgang von den Sauromorphoidea und die Säugetiere von den Theromorphoidea, zwei Entwicklungszweigen der Saurier, die sich bereits auf dem Stadium der Stammreptilien voneinander trennten. Man könnte daher sogar annehmen, daß es sowohl bei den Vögeln als auch bei den Säugern im Verlaufe ihrer getrennten phyletischen Weiterentwicklung auch bei den primären visuellen Zentren zu gruppeneigenen Neubildungen kam. Jedenfalls kann man der Feststellung von KUHLENBECK (1937), daß ein direkter Homologievergleich zwischen den diencephalen Zentren der Vögel und Säuger kaum möglich sei, vorbehaltlos zustimmen. Aber auch das von KUHLENBECK vorgeschlagene Verfahren, das diencephale Strukturmuster der Vögel und Säuger auf das der Reptilien zurückzuführen, ist nur über die rezenten Vertreter der Sauromorphoidea möglich, da rezente Repräsentanten der Theromorphoidea fehlen. Am leichtesten gelingt das Auffinden von Homologien bei denjenigen primären visuellen Zentren, die ein hohes phylogenetisches Alter haben und bereits bei den Reptiliomorpha vorhanden sind. Hierzu gehört das Tectum opticum, das der gleichnamigen Struktur der Reptilien und den Corpora bigemina anteriores der Säuger homolog ist. Ebenso ist der Nc. opticus tegmenti der Vögel dem Kern des basalen optischen Bündels der Reptilien homolog (RENDAHL 1924, HUBER und CROSBY 1929) und diesen Kernen entspricht der Nc. tractus peduncularis transversi der Säuger (ARIENS KAPPERS, HUBER und CROSBY 1936). Kein Zweifel besteht auch hinsichtlich der Homologie des ventralen Geniculatum der Vögel mit dem Hauptteil des Corpus geniculatum der Reptilien (RENDAHL 1924, HUBER und CROSBY 1929 und KUHLENBECK 1937). Da andererseits der ventrale Kern des Corpus geniculatum laterale der Säuger mit dem Hauptteil des Corpus geniculatum der Reptilien homolog zu sein scheint (RENDAHL und ARIENS KAPPERS, HUBER und CROSBY), ist damit auch die Homologie des ven-

tralen Geniculatum der Säuger mit dem der Vögel als gesichert anzusehen.

Für das praetectale Geniculatum der Vögel scheint es schwierig zu sein, eine entsprechende Struktur bei den Säugern aufzufinden. Obgleich KUHLENBECK, der diesen Kern als Corpus geniculatum laterale dorsale bezeichnete, glaubt, daß er dem dorsalen Geniculatum der Säuger homolog sei, kann man dieser Feststellung nicht ohne Vorbehalt zustimmen. Vor allem die eindeutige praetectale Position des Nc. geniculatus praetectalis bei den Vögeln sowie das Fehlen einer afferenten Projektion zum Vorderhirn scheinen mir eine Homologie mit dem Corpus geniculatum laterale der Säuger auszuschließen. Dagegen hat dieser Kern nicht nur topographisch, sondern auch histologisch größere Ähnlichkeit mit dem Nc. geniculatus praetectalis der Squamata, bei denen er ebenfalls nach ARMSTRONG (1951 und 1952) visuelle Afferenzen empfängt.

Für den von mir als Nc. opticus suprarotundus bezeichneten Kern ist vorerst keine entsprechende Kernbildung bei den Säugern aufzufinden. Sicher ist nur, daß der ganze Komplex der Dorsolateralisgruppe der Vögel, aus dem sich dieser Kern herausdifferenzierte, dem Nc. dorsolateralis der Squamata und der Crocodilia homolog ist (HUBER und CROSBY 1929 und KUHLENBECK 1937). Bei zwei Vertretern der Squamata fand ARMSTRONG allerdings keine visuellen Afferenzen in diesem Kern enden, während HUBER und CROSBY bei den Crocodilia, die in der Phylogenie den Vögeln am nächsten stehen, visuelle Fasern in den Kern eindringen sahen.

Der Nc. parageniculatus tecti optici scheint eine spezifische Bildung des Vogelgehirnes zu sein, die sich aus dem tecto-diencephalen Grenzbereich differenziert. Den Säugetieren fehlt eine äquivalente Bildung.

Ebenso lassen sich für den Nc. isthmo-opticus bislang weder bei den Reptilien noch bei den Säugern Anhaltspunkte für eine entsprechende morphologische Bildung finden.

Der Nc. areae praetectalis der Vögel ist nach KUHLENBECK (1939) der Areae praetectalis der Reptilien homolog. Vermutlich entspricht diesem Gebiet der Kern, den ARMSTRONG als Nc. posterodorsalis bezeichnete und in dem er bei der Waldeidechse keine visuellen Afferenzen enden sah. Untersuchungen über eine entsprechende Struktur bei den Säugern stehen noch aus.

G.

Zusammenfassung

Bei acht Vogelarten aus vier verschiedenen Ordnungen wurde eine histologische Untersuchung über die primären visuellen Zentren des ZNS und der retinalen Repräsentation in ihnen auf vergleichend experimenteller Grundlage unter Anwendung verschiedener Imprägnations- und Färbeverfahren durchgeführt.

Der vergleichenden Beschreibung der di- und mesencephalen Zentren konnten zwei neue Kerne, der Nc. opticus suprarotundus und der visuelle Teil des Nc. areae praetectalis hinzugefügt werden, die nach den Ergebnissen der Faserdurchtrennung ebenfalls visuelle Afferenzen empfangen. Der Nc. opticus suprarotundus hat sich bei den Galliformes aus dem Komplex des Nc. dorsolateralis noch nicht als selbständige zytoarchitektonische Einheit herausgelöst, wohl aber bei den Vertretern der höher evoluierten Formen. Bei den Strigiformes erreicht dieser Kern eine enorme Größenzunahme, die möglicherweise mit dem nächtlichen Beuteerwerb dieser Tiere im Zusammenhang steht.

Der visuelle Teil des Nc. areae praetectalis ist bei den Wellensittichen zu einer selbständigen zytoarchitektonischen Einheit mit eigenem Neuropil entwickelt.

Transneuronale Zellreaktionen auf einseitige Deafferentierung finden sich bei den adulten Wellensittichen und den Hühnerküken - bei letzteren zum Teil weniger klar - vor allem in den Kernen, die dem dreischichtigen Grundtypus angehören, wie dem ventralen und praetectalen Geniculatum und dem Nc. parageniculatus tecti optici. Die reaktiv veränderten Zellen liegen bei diesen Kernen vor

allem in der äußeren Zellschicht und im Neuropil sowie bei dem letzteren Kern auch in der accessorischen Lamina cellularis medialis. In den anderen Kernen und im Tectum opticum sind keine eindeutigen transneuronalen Zellreaktionen zu erkennen.

Ein Schwund der Neuropilssubstanz findet sich im ventralen und praetectalen Geniculatum, im Nc. parageniculatus tecti optici, im visuellen Teil des Nc. areae praetectalis, im Nc. opticus tegmenti sowie in den plexiformen Zonen des Tectum opticum, die direkt visuelle Afferenzen empfangen. Der Schwund ist zum Teil auf den Verlust der afferenten Fasern und zum Teil auf Einschmelzungsprozesse an den Dendriten der betroffenen Zellen zurückzuführen.

Ein Nc. isthmo-opticus ist bei allen untersuchten Vogelarten vorhanden. Sein Differenzierungsgrad ist bei den einzelnen Gruppen unterschiedlich. Bei allen Arten findet man nach einseitiger Retinazerstörung oder Augenextraktion an den Zellen des kontralateralen Kernes eine retrograde Reaktion, womit auch für diese Vogelarten der Nachweis für die Projektion dieses Kernes zur Retina erbracht ist.

Die experimentelle Unterbrechung der Faserkontinuität zeigt, daß anscheinend bei allen untersuchten Vogelarten die visuellen Fasern im Chiasma opticum total kreuzen. Die degenerierenden, afferenten Axone des Tr. opticus marginalis diencephali können bis zu folgenden Endgebieten im Zwischenhirn verfolgt werden: Nc. lateralis anterior, Nc. geniculatus lateralis ventralis, Nc. opticus suprarotundus und Nc. geniculatus praetectalis. Die weiterziehenden Fasern, die den Tr. opticus marginalis tecti bilden, versorgen den Nc. parageniculatus tecti optici, die äußeren acht Schichten des Tectum opticum sowie den visuellen Abschnitt des Nc. areae praetectalis mit visuellen Afferenzen.

Der Tractus opticus tegmenti bildet sich unmittelbar nach der Faserkreuzung aus einzelnen Axonen des diencephalen optischen Tracts und zieht als distinktes Bündel an der Ventralseite des Zwischenhirnes zum Nc. opticus tegmenti.

Die Endungsweise der afferenten Faserbahnen in den primären visuellen Zentren wurde anhand von Boutondegenerationen und Golgipräparaten untersucht. Das ventrale und praetectale Geniculatum der Eulen enthalten im Vergleich mit Tagvögeln wenige degenerierende Boutons. Der Nc. opticus suprarotundus der Eulen zeigt besonders große Degenerationsformen der Axonendkörperchen. Die Verteilung der degenerierenden Axonendungen ist bei den geschichteten Kernen und im Tectum opticum schichtbezogen.

Die vergleichend-anatomischen Beziehungen der primären visuellen Zentren der Vögel zu denen der Säugetiere werden diskutiert.

7.

Abbildungen

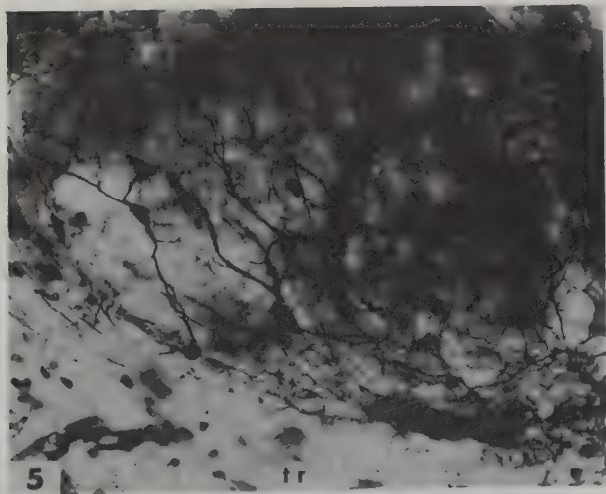
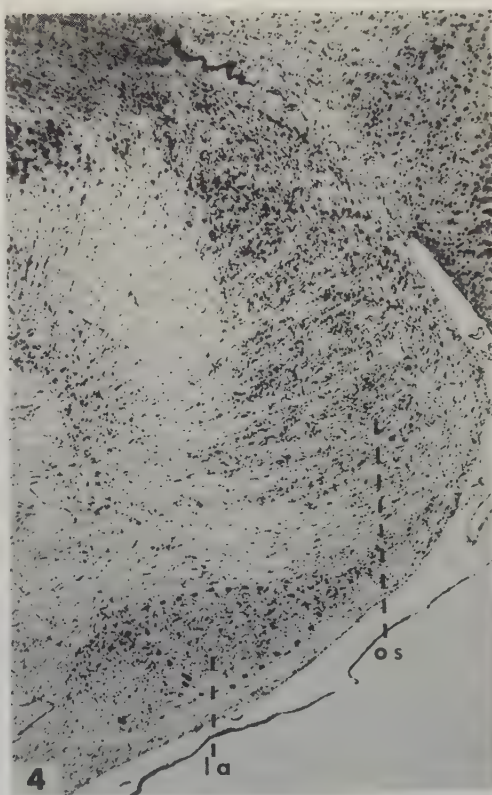
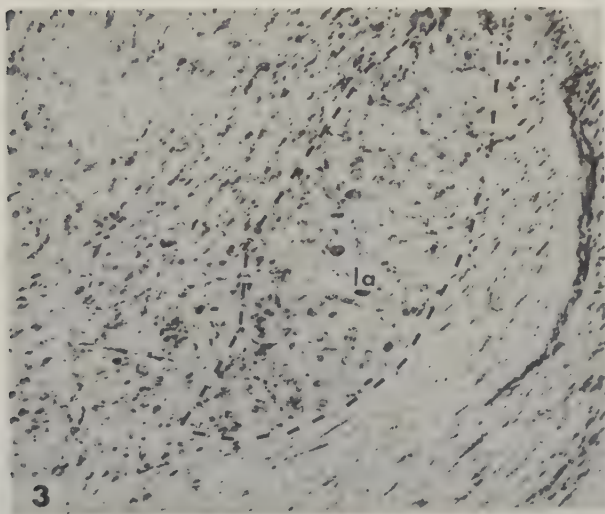
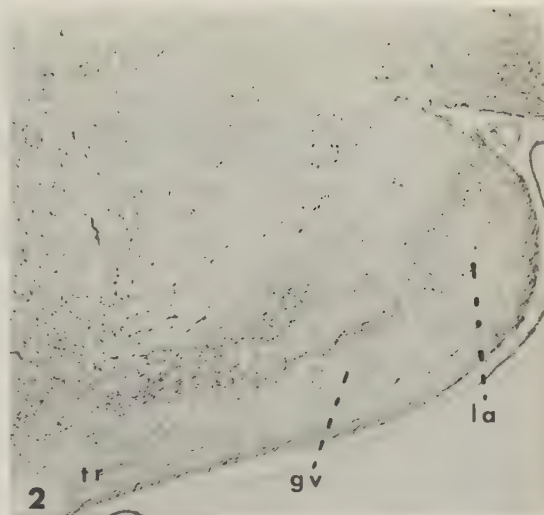
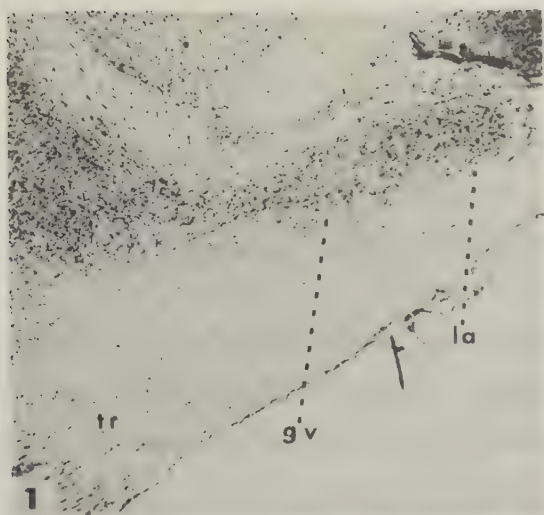
Verzeichnis der in den Abbildungen verwendeten Abkürzungen:

ap	Nc. areae praetectalis, visueller Abschnitt
ch	Chiasma opticum
dc	Decussatio supraoptica
dl	Nc. dorsolateralis
gp	Nc. geniculatus praetectalis
gpi	Pars intercalaris des Nc. geniculatus praetectalis
gv	Nc. geniculatus lateralis ventralis
io	Nc. isthmo-opticus
la	Nc. lateralis anterior
lcm	Lamina cellularis medialis des Nc. parageniculatus tecti optici
le	Lamina cellularis externa
li	Lamina cellularis interna
np	Nc. praetectalis principalis
nr	Neuropil
os	Nc. opticus suprarotundus
osac	accessorischer Kern des Nc. opticus suprarotundus
ot	Nc. opticus tegmenti
pg	Nc. parageniculatus tecti optici
pl	Pars lateralis des Nc. opticus suprarotundus
ro	Nc. rotundus
to	Tectum opticum
tr	Tractus opticus
tri	Tractus isthmo-opticus
trmd	Tractus opticus marginalis diencephali
trse	Tractus septomesencephalicus
trtg	Tractus opticus tegmenti
1	Tractus opticus marginalis des Tectum opticum
2 - 10	Schichten des Tectum opticum

Tafel I

- Abb. 1 Ausschnitt aus einem Transversalschnitt durch den rostralen Abschnitt des Zwischenhirnes eines Wellensittiches mit dem Nc. lateralis anterior (la) und der rostralen Spitze des ventralen Geniculatum (gv).
Färbung: Kresylechtviolett, Vergr. 30 : 1
- Abb. 2 Der Transversalschnitt durch das rostrale Zwischenhirn eines juvenilen Haushuhnes zeigt die Position des Nc. lateralis anterior (la) bei den Hühnervögeln.
Färbung: Kresylechtviolett, Vergr. 30 : 1
- Abb. 3 Eine stärkere Vergrößerung des Nc. lateralis anterior (la) bei demselben Huhn wie in Abb. 2 veranschaulicht das stark entwickelte Neuropil des Kernes. Die marginale Zellzone ist ventromedial verstärkt.
Färbung: Kresylechtviolett, Vergr. 120 : 1
- Abb. 4 Transversalschnitt durch das rostrale Zwischenhirn einer Schleiereule. Der Nc. lateralis anterior (la) liegt bei den Eulen vor dem ventralen Geniculatum. Der Nc. opticus suprarotundus (os) ist sehr weit rostral vorgezogen. Seine Zellen liegen im vorderen Abschnitt, durch die einstrahlenden Fasern des supraoptischen Kommissurensystems bedingt, in Reihen geordnet.
Färbung: Kresylechtviolett, Vergr. 30 : 1
- Abb. 5 Neuronformen im Nc. lateralis anterior des Bandfinken. Das Dendritenausbreitungsfeld überschreitet nicht die Kerngrenzen.
Färbung: Golgiimprägnation, Vergr. 192 : 1

TAFEL I



Tafel II

Abb. 6 Transversalschnitt durch das Zwischenhirn eines Bandfinken auf der Höhe der rostralen Tectumspitze. Die Lamina cellularis externa (le) des ventralen Geniculatum ist gut zu erkennen. Ebenso treten die drei Schichten des rostralen Bogens des praetectalen Geniculatum (gp) deutlich hervor. Der rostrale Bogen des Nc. parageniculatus tecti optici (pg) erscheint flach angeschnitten.

Färbung: Kresylechtviolett, Vergr. 30 : 1

Abb. 7 Transversalschnitt durch den vorderen Abschnitt des Zwischenhirnes eines Huhnes mit dem ventralen Geniculatum (gv), dessen äußere Zelllamelle (le) nur an einigen Stellen erkennbar ist. Der Nc. opticus supratotundus (os) setzt sich zytoarchitektonisch nicht vom Komplex des Nc. dorsolateralis ab.

Färbung: Kresylechtviolett, Vergr. 30 : 1

Abb. 8 Die Lamina cellularis interna (li) des ventralen Geniculatum der Schleiereule zeigt einen sehr stark aufgelockerten Zellbestand und hebt sich daher kaum vom Neuropil (nr) ab. Eine äußere Zelllamelle fehlt völlig.

Färbung: Kresylechtviolett, Vergr. 50 : 1

Abb. 9 u. 10 Die Ausschnitte aus Querschnitten durch das ventrale Geniculatum eines Zebrafinken zeigen Zellen der Lamina cell. ext., deren Axone teilweise in den Tr. opticus eindringen (Pfeil) und deren Dendriten in die Neuropilschicht eintauchen.

Färbung: Golgiimprägnation, Vergr. 192 : 1

Tafel II

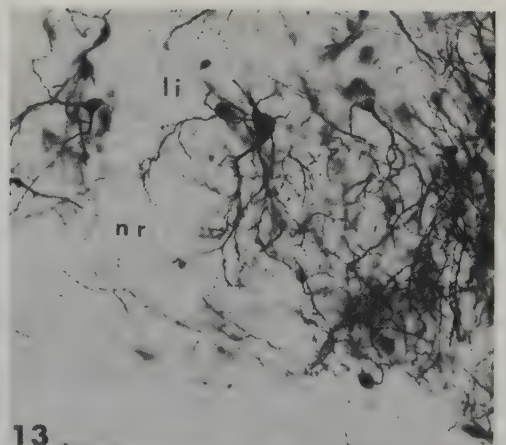
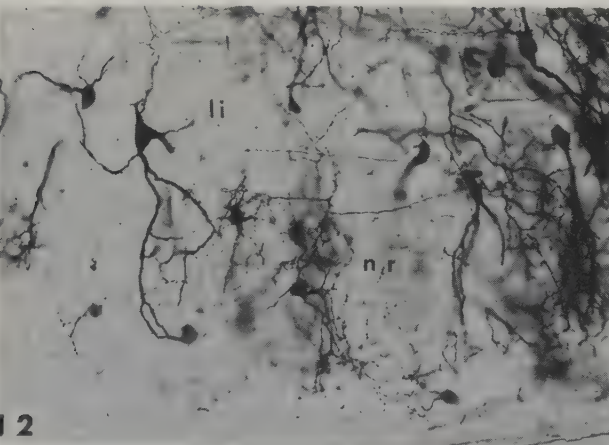
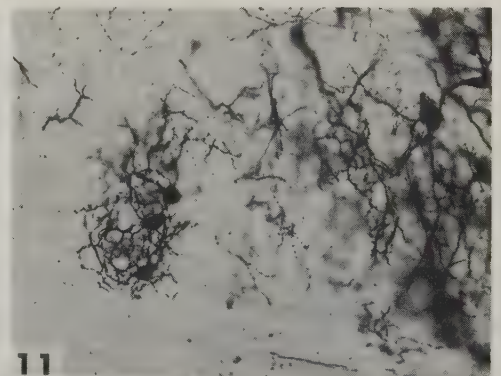
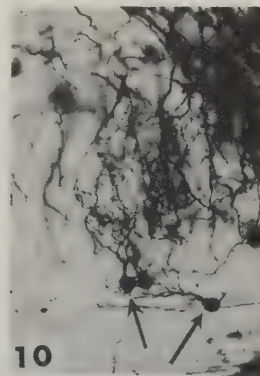
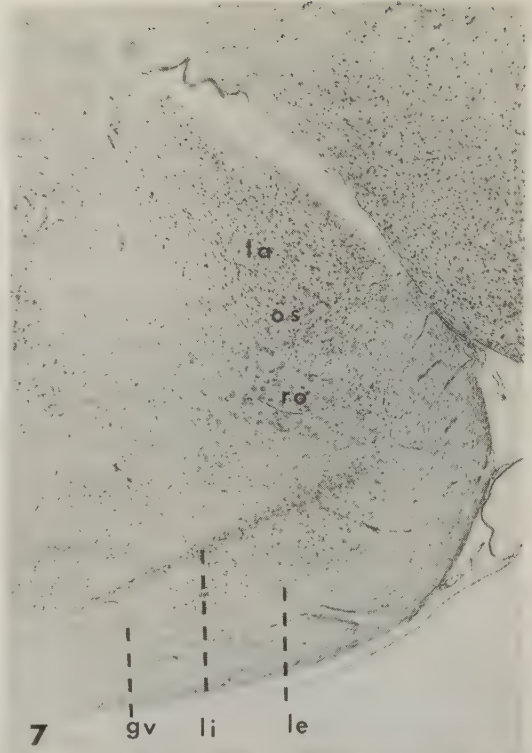
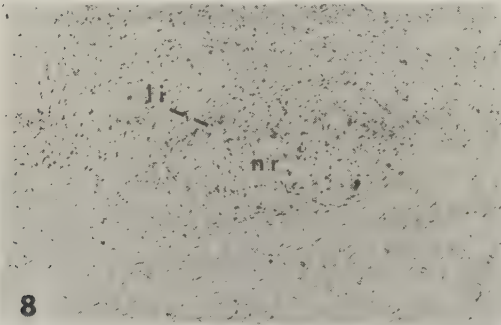
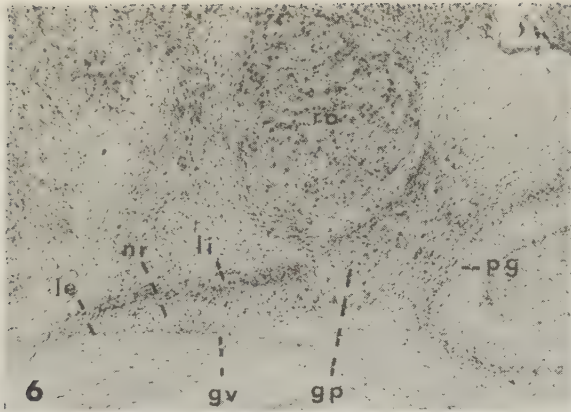
Abb. 11 Zellformen im Neuropil des ventralen Geniculatum eines Zebrafinken.

Färbung: Golgiimprägnation, Vergr. 192 : 1

Abb. 12 u. 13 Verschiedene Zelltypen im Nc. geniculatus lateralis ventralis des Zebrafinken. Die Zellen der Lamina cell. interna (li) tauchen mit ihren Hauptdendriten tief in die Neuropilschicht (nr) ein.

Färbung: Golgiimprägnation, Vergr. 192 : 1

TAFEL II



Tafel III

Abb. 14 A u. B Die beiden Transversalschnitte zeigen das ventrale Geniculatum (gv) eines juvenilen Huhnes, dem 2 Tage nach dem Schlüpfen ein Auge extrahiert wurde und das die Operation 41 Tage überlebte. Der Neuropilschwund im kontralateralen Kern (14 A) verglichen mit dem Kern der ipsilateralen Seite ist ebenso augenfällig wie der Verlust des Tr. opticus marginalis diencephali bis auf geringe Reste.

Färbung: Kresylechtviolett, Vergr. 30 : 1

Abb. 15 Der Transversalschnitt durch das Zwischenhirn eines Bandfinken auf der Höhe des rostralen Bogens des praectectalen Geniculatum (gp) veranschaulicht die Position des Nc. opticus suprarotundus (os).

Färbung: Kresylechtviolett, Vergr. 30 : 1

Abb. 16 Ausschnitt aus einem Transversalschnitt durch das Zwischenhirn eines Bandfinken zur Veranschaulichung der zytoarchitektonischen Grenzen des Nc. opticus suprarotundus.

Färbung: Kresylechtviolett, Vergr. 76 : 1

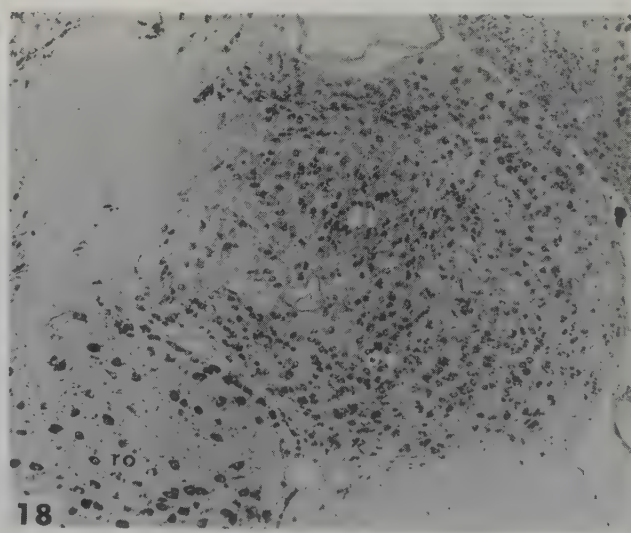
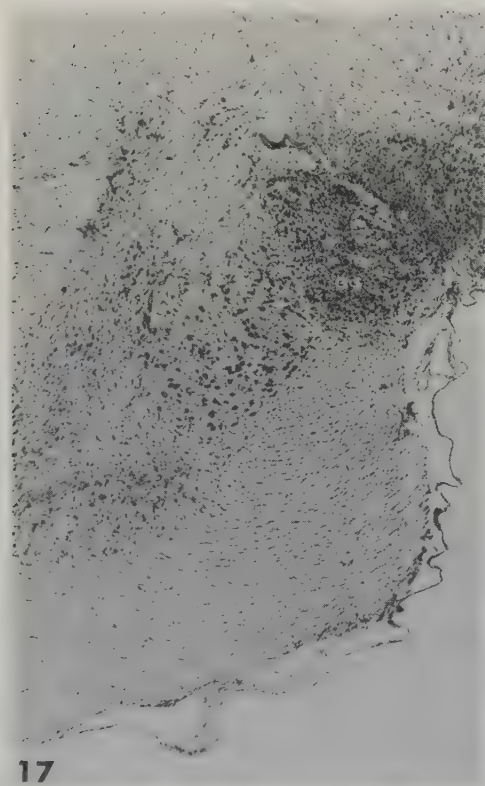
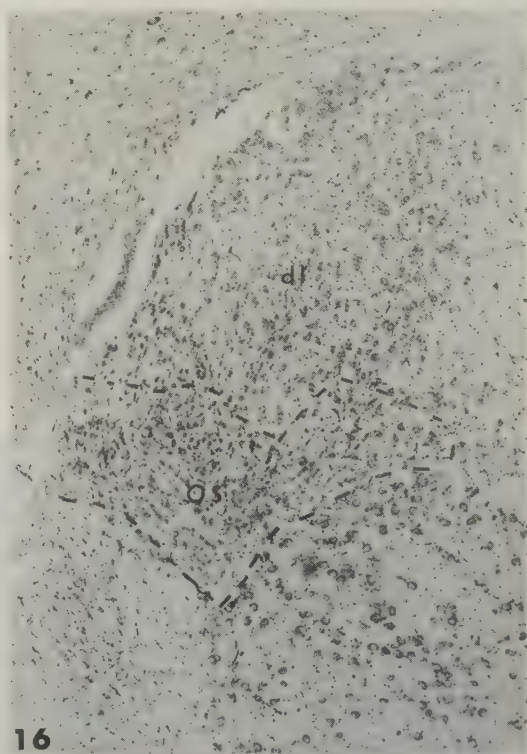
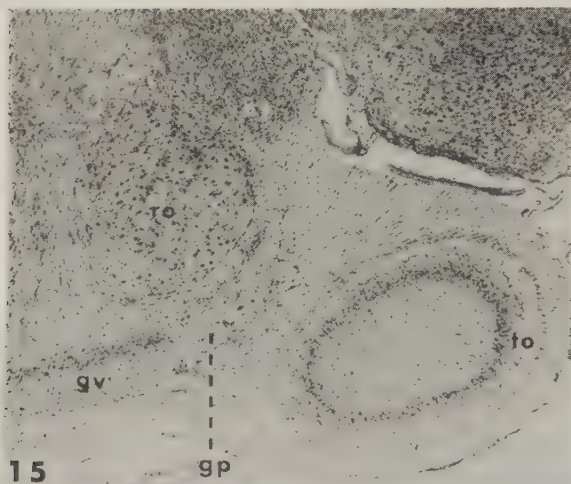
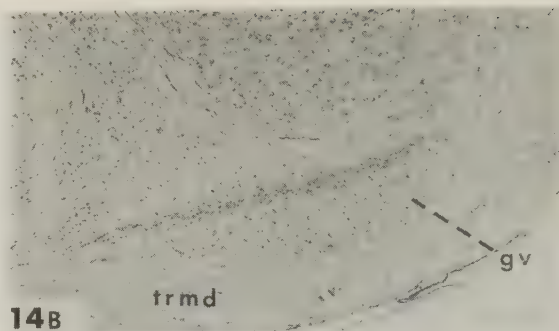
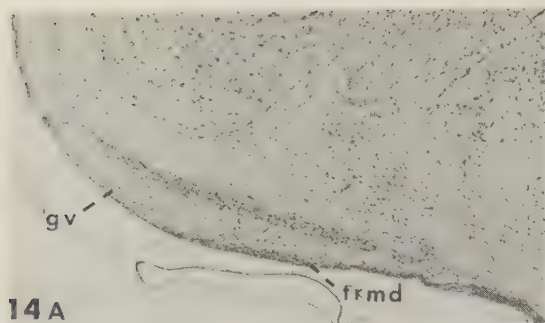
Abb. 17 Der Transversalschnitt zeigt die Lage des rostralen Pols des Nc. opticus suprarotundus (os) beim Wellensittich.

Färbung: Kresylechtviolett, Vergr. 38 : 1

Abb. 18 Der Ausschnitt aus einem Transversalschnitt durch das Zwischenhirn eines Wellensittiches gibt die Zytoarchitektonik des Nc. opticus suprarotundus wieder. In der Pars lateralis (pl) sind die Zellen zum Teil kleiner und stärker aufgelockert.

Färbung: Kresylechtviolett, Vergr. 76 : 1

TAFEL III



Tafel IV

- Abb. 19 Transversalschnitt durch das Zwischenhirn einer chinesischen Zwergwachtel mit dem Nc. opticus suprarotundus (os) und dem ventralen Geniculatum (gv) im Silberbild.
Färbung: Agduhr-Kresylechtviolett, Vergr. 38 : 1
- Abb. 20 Transversalschnitt durch das Zwischenhirn einer Schleiereule mit dem mächtig entwickelten Nc. opticus suprarotundus (os) und dem kleinzelligen accessori-
schen Kern (osac).
Färbung: Kresylechtviolett, Vergr. 30 : 1
- Abb. 21 Der accessorische Kern (osac) des Nc. opticus supra-
rotundus (os) wird von Gruppen kleiner Zellen gebildet,
die in ein relativ dichtes Neuropil eingelagert sind.
Färbung: Kresylechtviolett, Vergr. 120 : 1
- Abb. 22 Zellformen in der Pars lateralis des Nc. opticus
suprarotundus eines Bandfinken.
Färbung: Golgiimprägnation, Vergr. 192 : 1
- Abb. 23 Transversalschnitt durch das Zwischenhirn eines Wellen-
sittiches auf der Höhe der vorderen Tectumkappe (to). Die
Pars intercalaris (gpi) trennt das ventrale Genicula-
tum (gv) vom praetectalen Geniculatum (gp). Der rostra-
le Bogen des Nc. parageniculatus tecti optici (pg) ist
flach angeschnitten.
Färbung: Kresylechtviolett, Vergr. 30 : 1

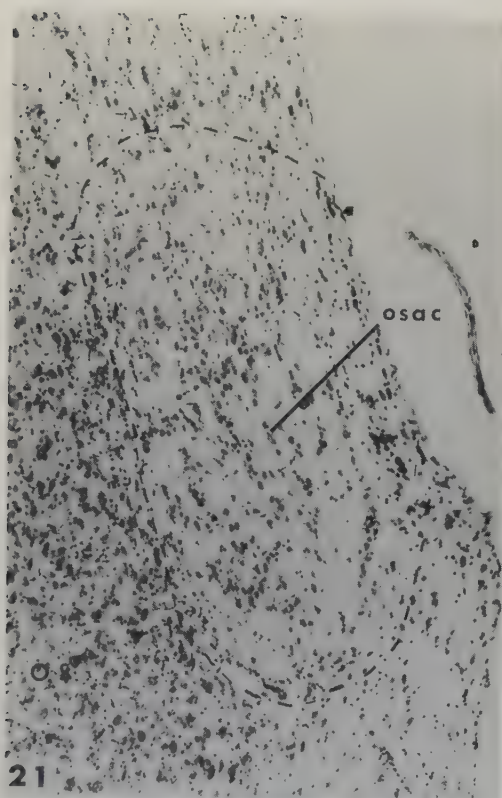
TAFEL IV



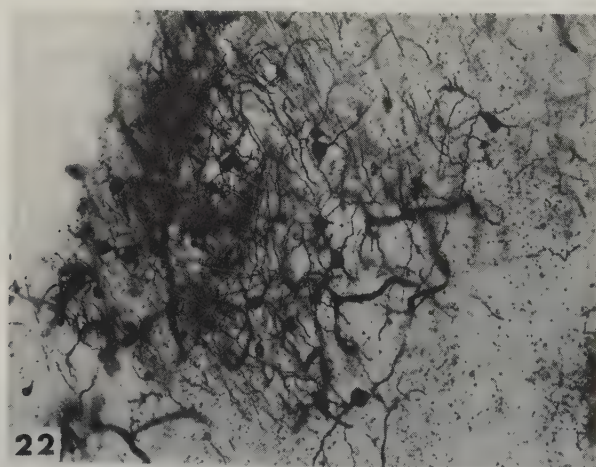
19



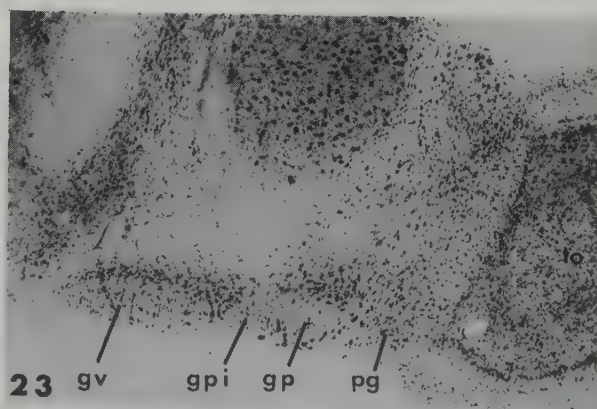
20



21



22



23

Tafel V

Abb. 24 Zellen der Lamina cellularis externa des praetectalen Geniculatum eines Huhnes.

Färbung: Golgiimprägnation, Vergr. 97 : 1

Abb. 25 Der Schnitt durch das kontralaterale praetectale Geniculatum (gp) und den Nc. parageniculatus tecti optici (pg) eines Wellensittiches mit einseitiger Augenextraktion zeigt einen leichten Schwund des Neuropils (nr) sowie Zellen, vorwiegend in der Lamina cell. ext. (le) des praetectalen Geniculatum, die das Bild der Zellschrumpfung bieten.

Färbung: Kresylechtviolett, Vergr. 76 : 1

Abb. 26 A u. B Der Vergleich der beiden Transversalschnitte durch das praetectale Geniculatum eines juvenilen Huhnes, dem 2 Tage nach dem Schlüpfen ein Auge entfernt wurde und das 41 Tage überlebte, zeigt deutlich den Substanzschwund im kontralateralen Kern (Abb. 26 A gp). Das praetectale Geniculatum der ipsilateralen Seite (Abb. 26 B gp) zeigt keine Veränderungen.

Färbung: Kresylechtviolett, Vergr. 38 : 1

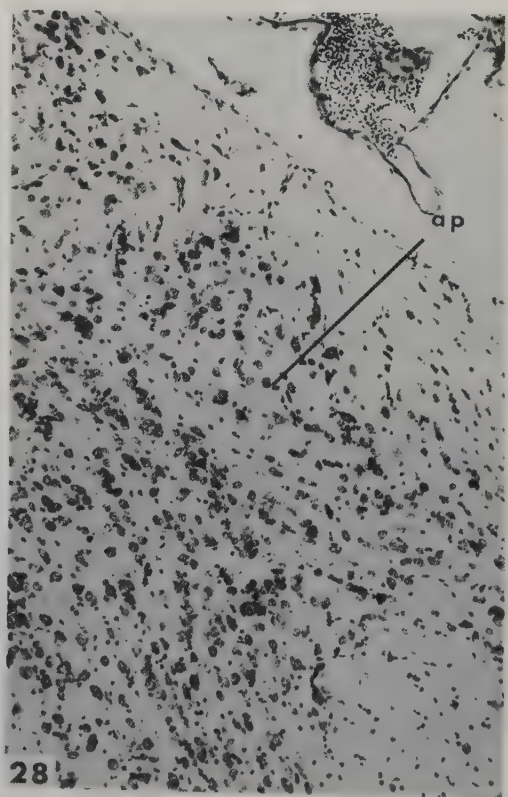
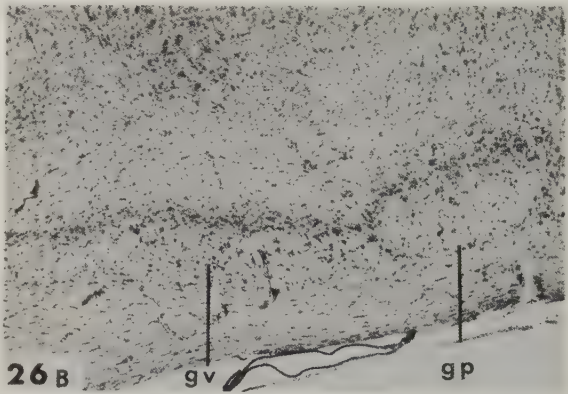
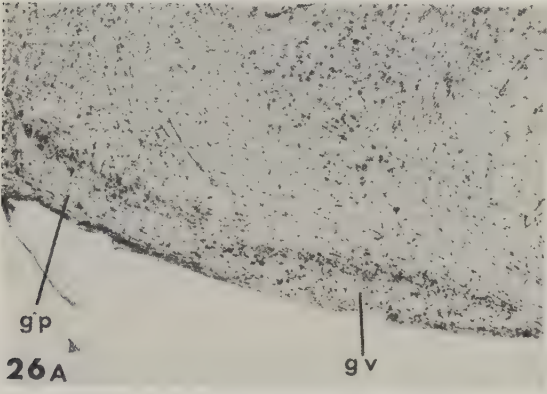
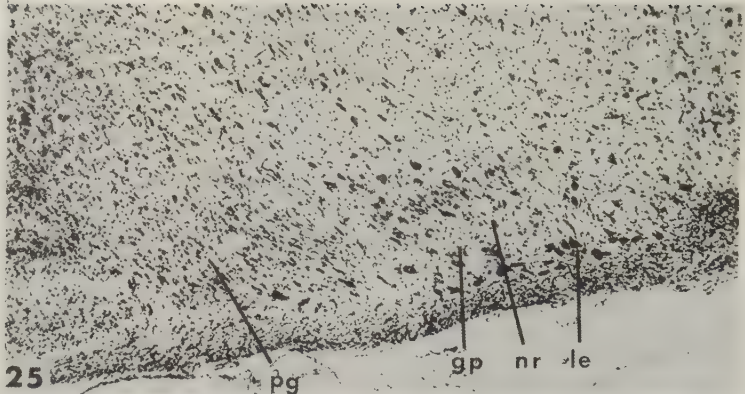
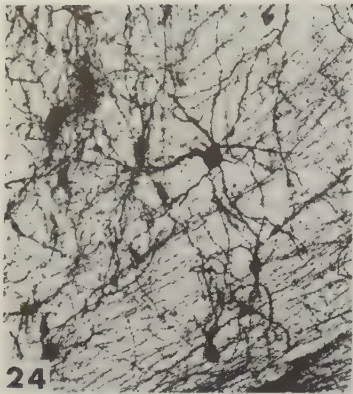
Abb. 27 Transversalschnitt durch die praetectale Region des Wellensittiches mit dem visuellen Abschnitt des Nc. areae praetectalis (ap), der bei diesen Tieren den Charakter eines selbständigen Kernes hat.

Färbung: Woelke-Kresylechtviolett, Vergr. 120 : 1

Abb. 28 Das visuelle Areal des Nc. areae praetectalis (ap) ist bei den Bandfinken ausgedehnter als beim Wellensittich, ohne sich dabei als selbständiges Kerngebiet zu manifestieren.

Färbung: Kresylechtviolett, Vergr. 120 : 1

TAFEL V



Tafel VI

Abb. 29 Transversalschnitt durch die praetectale Region eines Waldkauzes. Bei diesem Exemplar erscheint das visuelle Areal des *Nc. areae praetectalis* (ap), ähnlich wie bei den Wellensittichen, wie ein selbständiger Kern. Bei anderen Individuen derselben Art ist es jedoch oft ähnlich wie bei der Schleiereule nicht scharf vom Rest des *Nc. areae praetectalis* abgesetzt.

Färbung: Agduhr-Kresylechtviolett, Vergr. 30 : 1

Abb. 30 Transversalschnitt durch die praetectale Region der Schleiereule mit dem relativ kleinen visuellen Areal des *Nc. areae praetectalis* (ap), dessen Zentrum durch die dichte Packung degenerierender Boutons geschwärzt erscheint.

Färbung: Agduhr-Kresylechtviolett, Vergr. 30 : 1

Abb. 31 Transversalschnitt durch die hintere Hälfte des *Nc. parageniculatus tecti optici* (pg). Der accessorische Kern, die sog. *Lamina cellularis medialis* (lcm), begleitet ihn an seiner medialen Seite.

Färbung: Kresylechtviolett, Vergr. 63 : 1

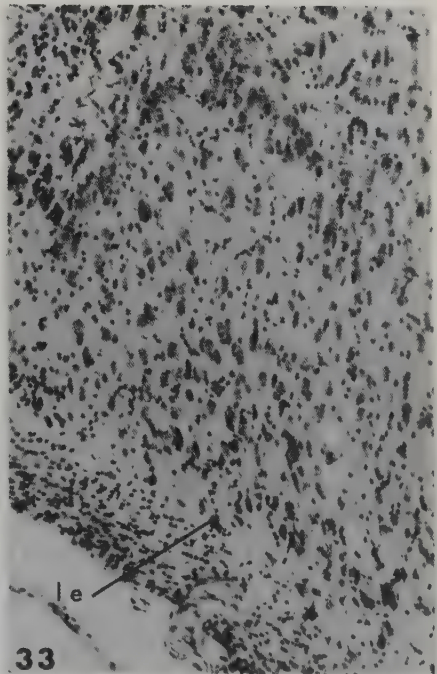
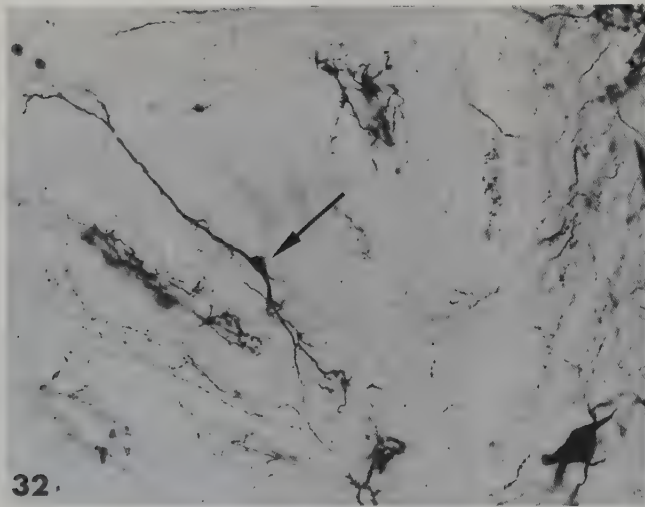
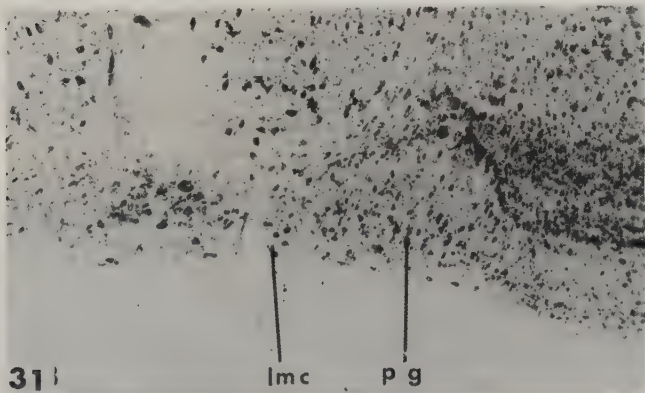
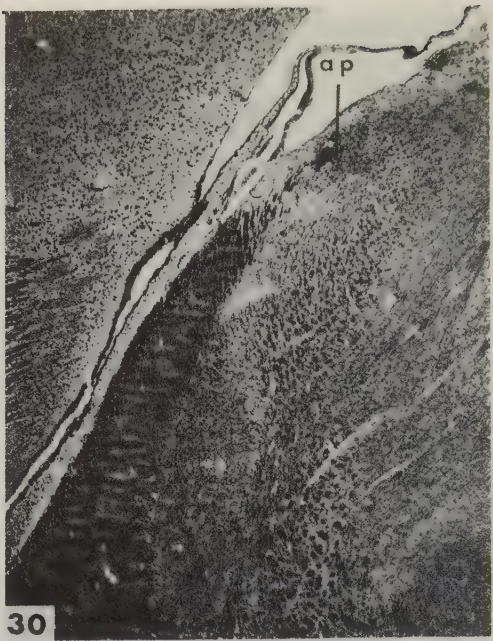
Abb. 32 Transversalschnitt durch den *Nc. parageniculatus tecti optici*. Die Zelle (Pfeil) liegt im Neuropil und ist mit ihrer Längsachse parallel zu den hier nicht sichtbaren Marstrahlfasern ausgerichtet.

Färbung: Golgiimprägnation, Vergr. 192 : 1

Abb. 33 Transversalschnitt durch den *Nc. parageniculatus tecti optici* eines Wellensittiches, dessen kontralaterales Auge extrahiert wurde und der 111 Tage überlebte. Neben einem leichten Neuropilschwund finden sich vor allem in der *Lamina cell. ext.* (le) Zellen mit Anzeichen der Schrumpfung.

Färbung: Kresylechtviolett, Vergr. 192 : 1

TAFEL VI



Tafel VII

Abb. 34, 35 u. 36 Laterale Segmente des Tectum opticum von einem Bandfinken (Abb. 34), einem Wellensittich (Abb. 35) und einer Schleiereule (Abb. 36). Erläuterungen siehe Text Seite 32 und folg. Die Schichten sind numeriert.

Färbung: Kresylechtviolett, Vergr. 63 : 1

Abb. 37 Ausschnitt aus einem Schnitt durch das Tectum opticum eines Wellensittiches mit einem kleinen Neuron der zweiten Schicht, dessen Dendriten sich tangential ausbreiten und in die dritte Schicht eintauchen.

Färbung: Golgiimprägnation, Vergr. 246 : 1

Abb. 38 Ausschnitt aus einem Schnitt durch das Tectum opticum eines Wellensittiches mit einem Neuron der fünften Schicht, das sich mit seinen Fortsätzen tangential ausbreitet (Pfeil), während andere radial orientiert sind.

Färbung: Golgiimprägnation, Vergr. 246 : 1

Abb. 39 Ein Neuron der dritten Schicht des Tectum opticum eines Bandfinken. Die kleinen Neurone dieser Schicht zeigen überwiegend eine tangentiale Ausbreitung ihrer Fortsätze.

Färbung: Golgiimprägnation, Vergr. 246 : 1

Abb. 40 Ein größeres Neuron in der achten Tectumschicht eines Bandfinken, das mit seinen Dendriten in die fünfte Schicht einstrahlt.

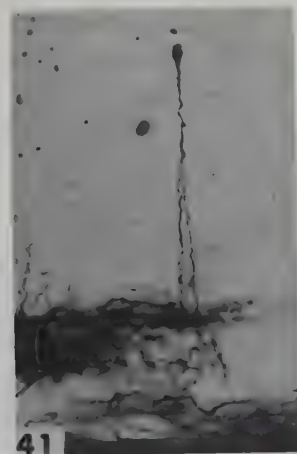
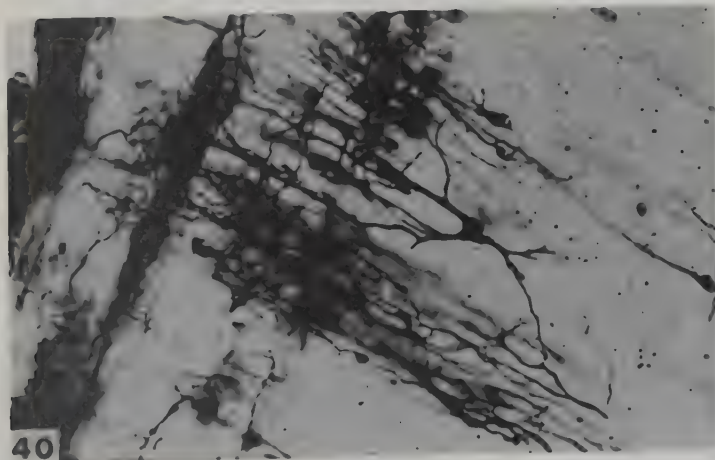
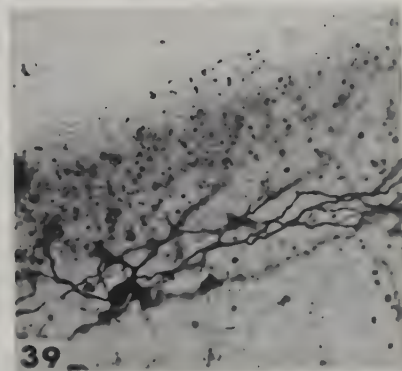
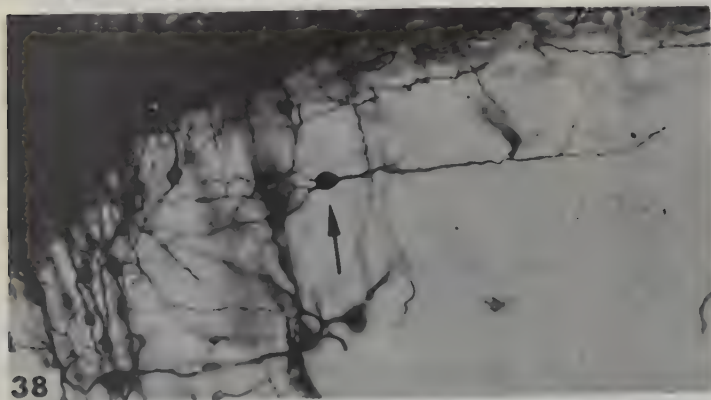
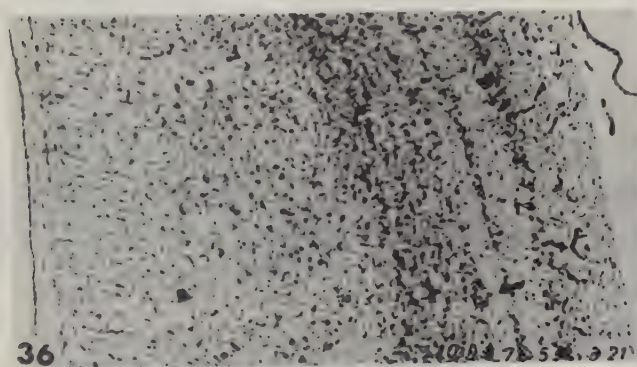
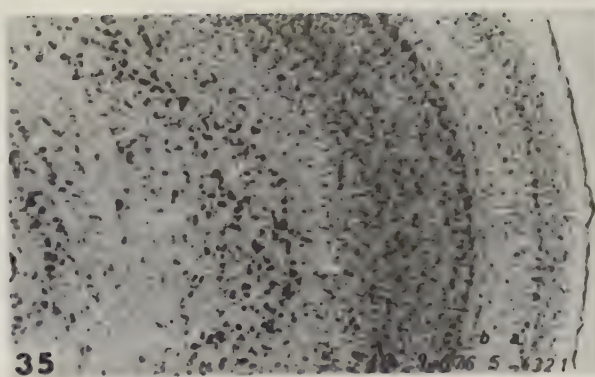
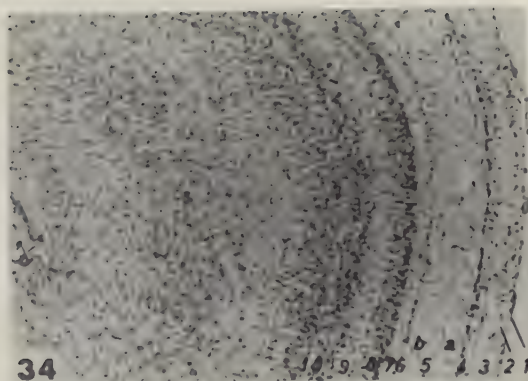
Färbung: Golgiimprägnation, Vergr. 192 : 1

Tafel VII

Abb. 41 Ein kleines Neuron in der achten Tectumschicht eines Bandfinken, dessen Dendritenverzweigung bis zur vierten Schicht zieht.

Färbung: Golgiimprägnation, Vergr. 192 : 1

TAFEL VII



Tafel VIII

Abb. 42 u. 43 Neuronbilder aus dem Tectum opticum eines Zebrafinken, die zeigen, daß selbst pyramidenförmige Ganglienzellen aus der zehnten Schicht mit ihren Hauptdendriten noch in die äußeren Tectumschichten vordringen.

Färbung: Golgiimprägnation, Vergr. 192 : 1

Abb. 44 A u. B Ausschnitte aus den lateralen Tectumabschnitten eines Wellensittiches, dem ein Auge extrahiert wurde und der 111 Tage überlebte. Der Substanzschwund im kontralateralen Tectum (Abb. 44 A), verglichen mit dem ipsilateralen Tectum (Abb. 44 B), betrifft hauptsächlich die plexiformen Schichten. Weitere Erläuterungen im Text.

Färbung: Kresylechtviolett, Vergr. 160 : 1

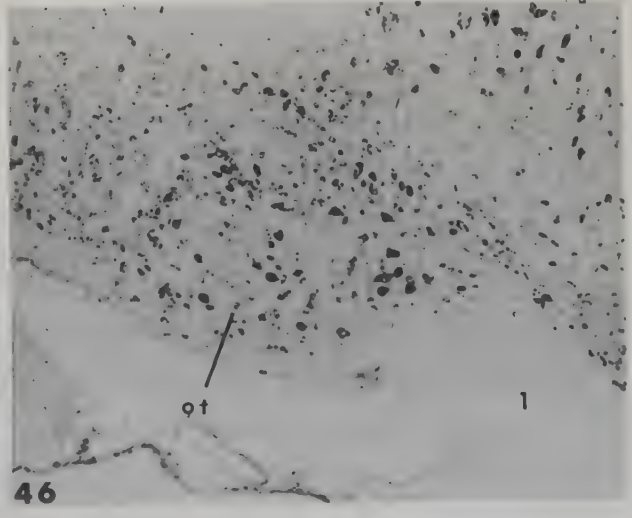
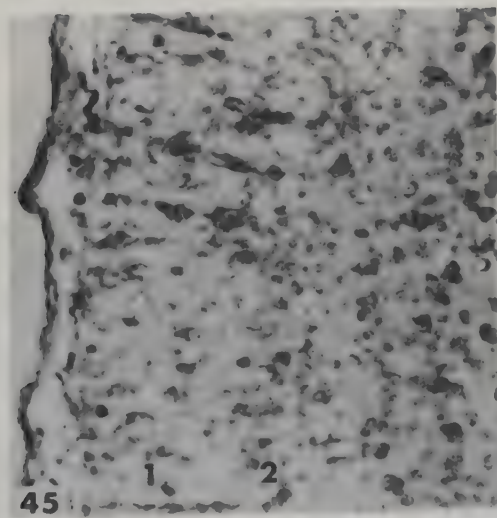
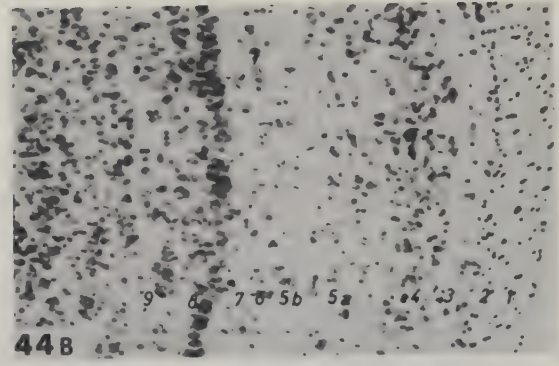
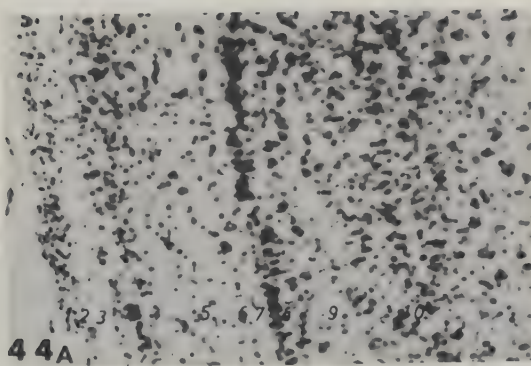
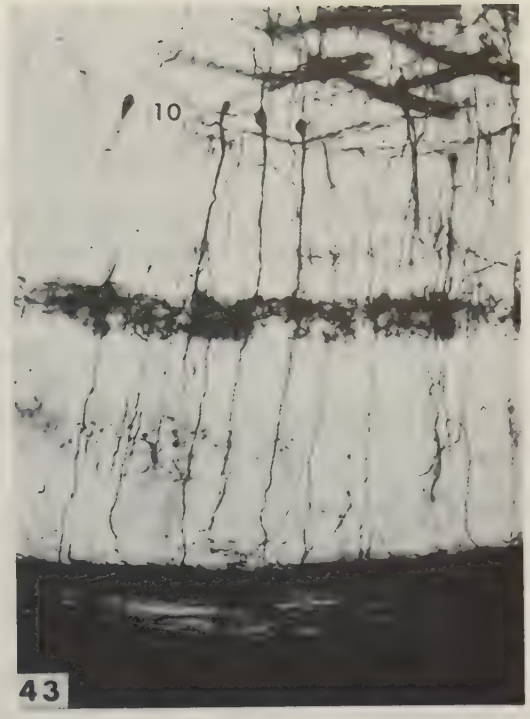
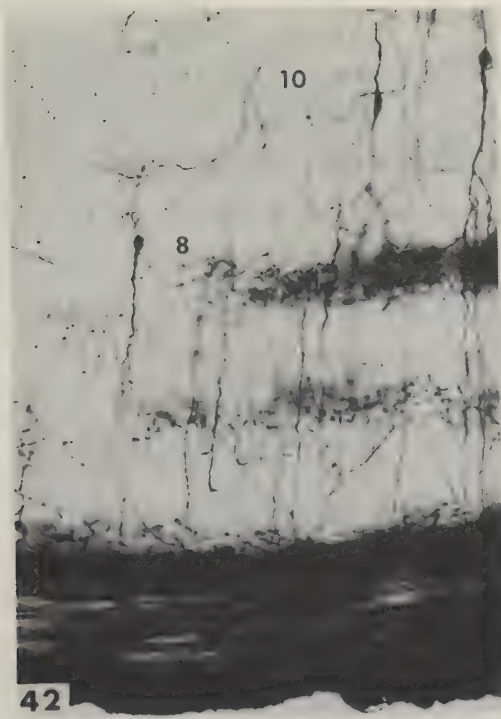
Abb. 45 Die erste Schicht (1) des kontralateralen Tectum opticum eines Wellensittiches, der eine einseitige Augenextraktion 47 Tage überlebte, erscheint wie der übrige Tr. opticus der kontralateralen Seite schaumig, wabig verändert. Zugleich lassen sich gemästete Gliazellformen beobachten.

Färbung: Kresylechtviolett, Vergr. 246 : 1

Abb. 46 Ausschnitt aus einem Transversalschnitt durch den vorderen Mittelhirnabschnitt eines Wellensittiches mit dem Nc. opticus tementi (ot).

Färbung: Kresylechtviolett, Vergr. 76 : 1

TAFEL VIII



Tafel IX

Abb. 47 A u. B Nc. opticus tegmenti (ot) eines juvenilen Huhnes, dem ein Auge extrahiert wurde und das 41 Tage überlebte. Der Neuropilschwund im kontralateralen Kern (Abb. 47 A) verglichen mit dem normalen Kern der ipsilateralen Seite (Abb. 47 B) ist erheblich.

Färbung: Kresylechtviolett, Vergr. 63 : 1

Abb. 48 Transversalschnitt durch die hintere Mittelhirnregion eines Wellensittiches mit dem Nc. isthmo-opticus (io), der bei dieser Art relativ tief liegt.

Färbung: Woelke-Kresylechtviolett, Vergr. 15 : 1

Abb. 49 Transversalschnitt durch die hintere Mittelhirnregion einer Schleiereule mit dem relativ kleinen Nc. isthmo-opticus (io).

Färbung: Agduhr-Kresylechtviolett, Vergr. 12 : 1

Abb. 50 A u. B Nc. isthmo-opticus (io) eines juvenilen Huhnes, dem ein Auge extrahiert wurde und das 41 Tage überlebte. Der Nc. isthmo-opticus der ipsilateralen Seite (Abb. 50 B) zeigt ein normales Aussehen, während im Kern der kontralateralen Seite (Abb. 50 A) fast alle Neurone verschwunden und durch eine kräftig vermehrte Glia ersetzt sind.

Färbung: Kresylechtviolett, Vergr. 63 : 1

Abb. 51 Zellen im kontralateralen Nc. isthmo-opticus eines Bandfinken mit einseitiger Augenextraktion und einer Überlebenszeit von 11 Tagen. Die zentrale Chromatolyse ist bereits weit fortgeschritten.

Färbung: Kresylechtviolett, Vergr. 630 : 1

Tafel IX

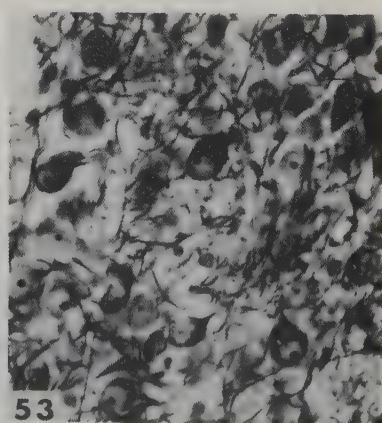
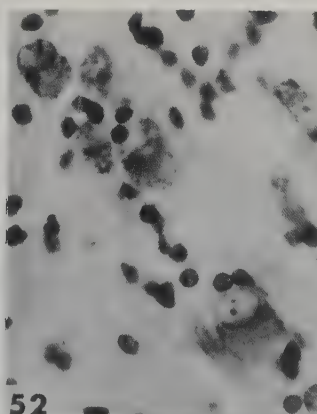
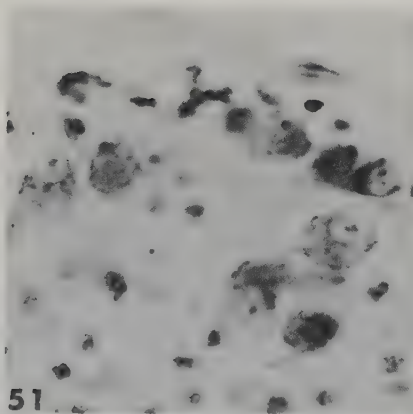
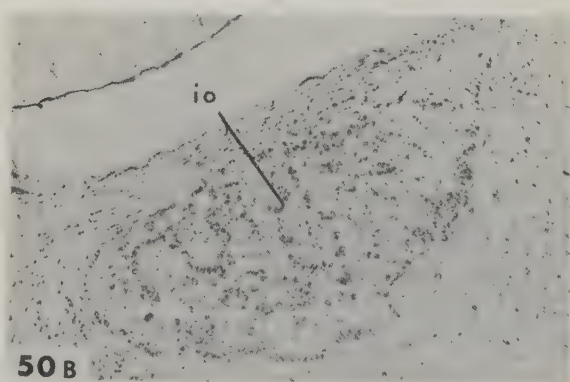
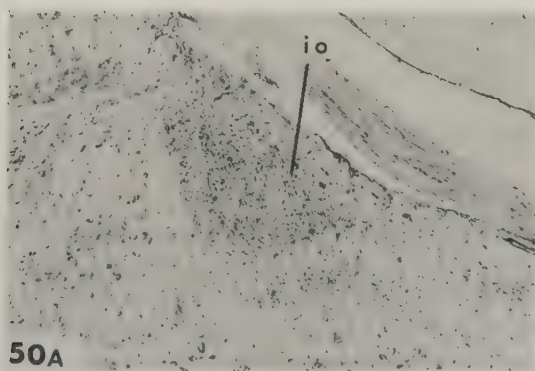
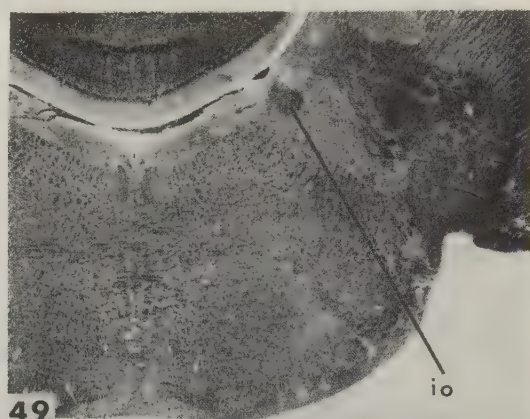
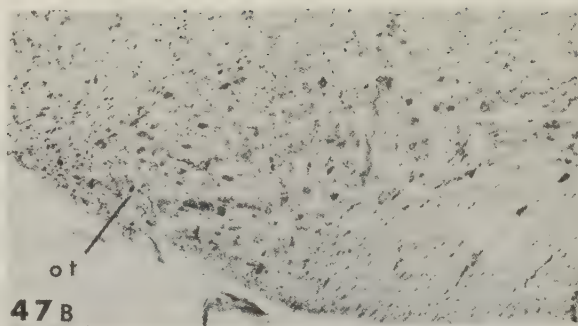
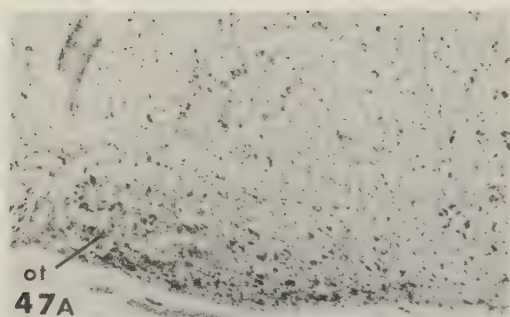
Abb. 52 Zellen im kontralateralen Nc. isthmo-opticus eines Wellensittiches mit einseitiger Zerstörung eines Auges und einer Überlebenszeit von 111 Tagen. Die Chromatolyse ist bereits bis zum beginnenden Zelluntergang fortgeschritten.

Färbung: Kresylechtviolett, Vergr. 630 : 1

Abb. 53 Die Agduhr-Imprägnation von Zellen im kontralateralen Nc. isthmo-opticus eines Zebrafinken mit einseitiger Augenextraktion zeigt bereits 7 Tage nach der Operation eine starke Silberfärbung der Zellen als Ausdruck der retrograden Reaktion.

Färbung: Agduhr-Kresylechtviolett, Vergr. 630 : 1

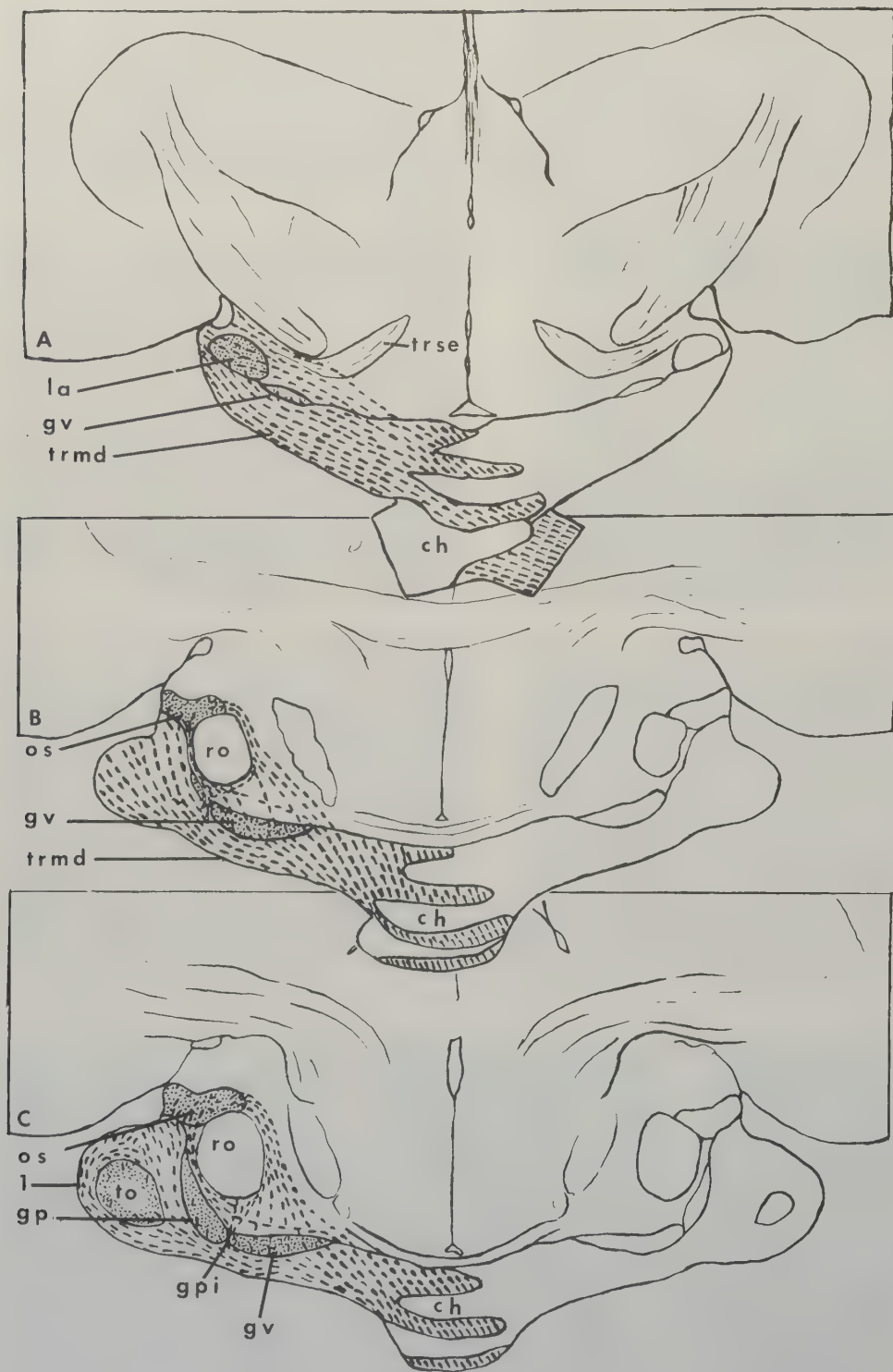
TAFEL IX



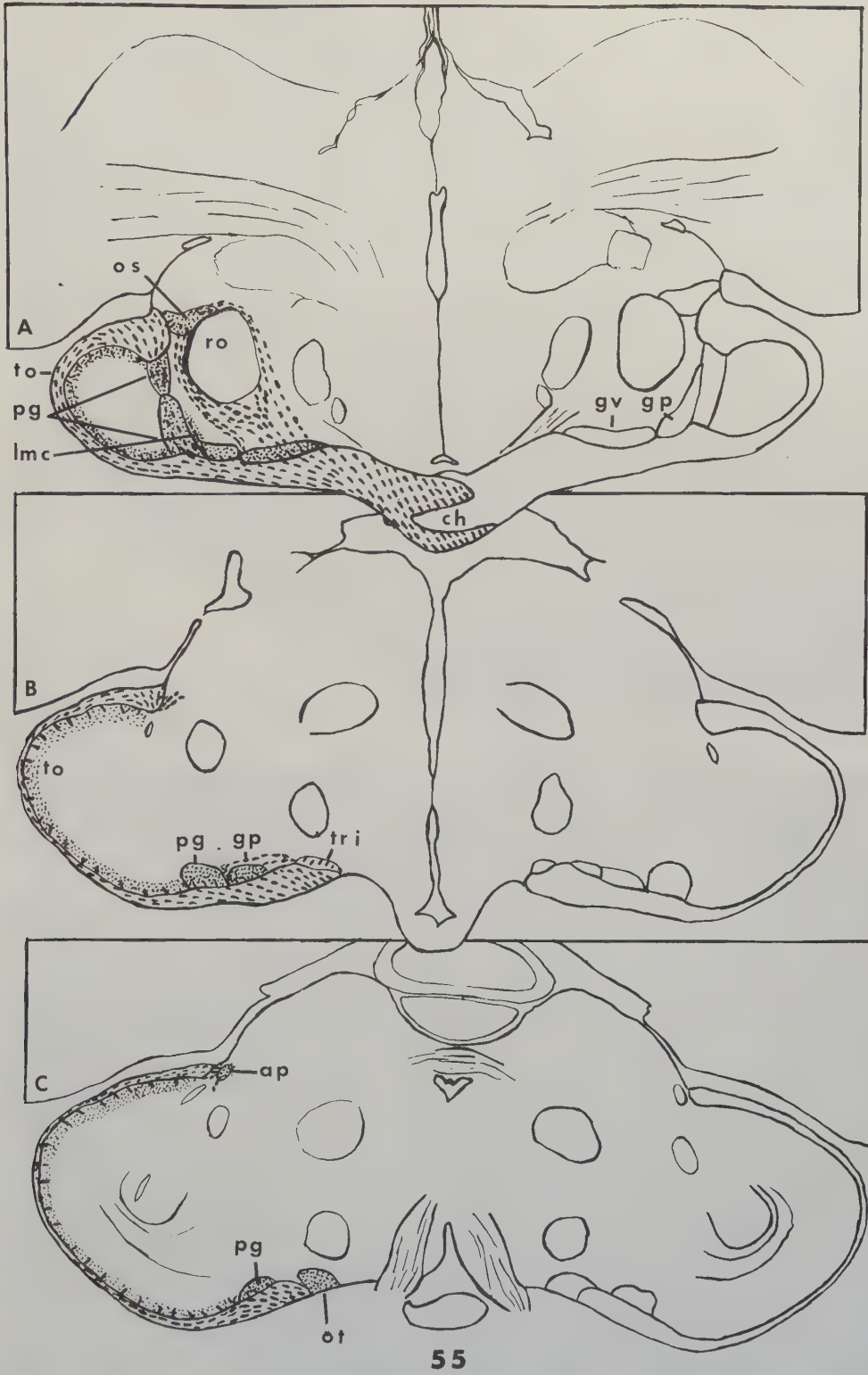
Tafel X und XI

Abb. 54 u. 55 A, B u. C Verlauf der Sehbahnen zu den primären visuellen Zentren beim Wellensittich. Schema gez. nach Mikrofotos.
Abkürzungen siehe Verzeichnis.

TAFEL X



TAFEL XI



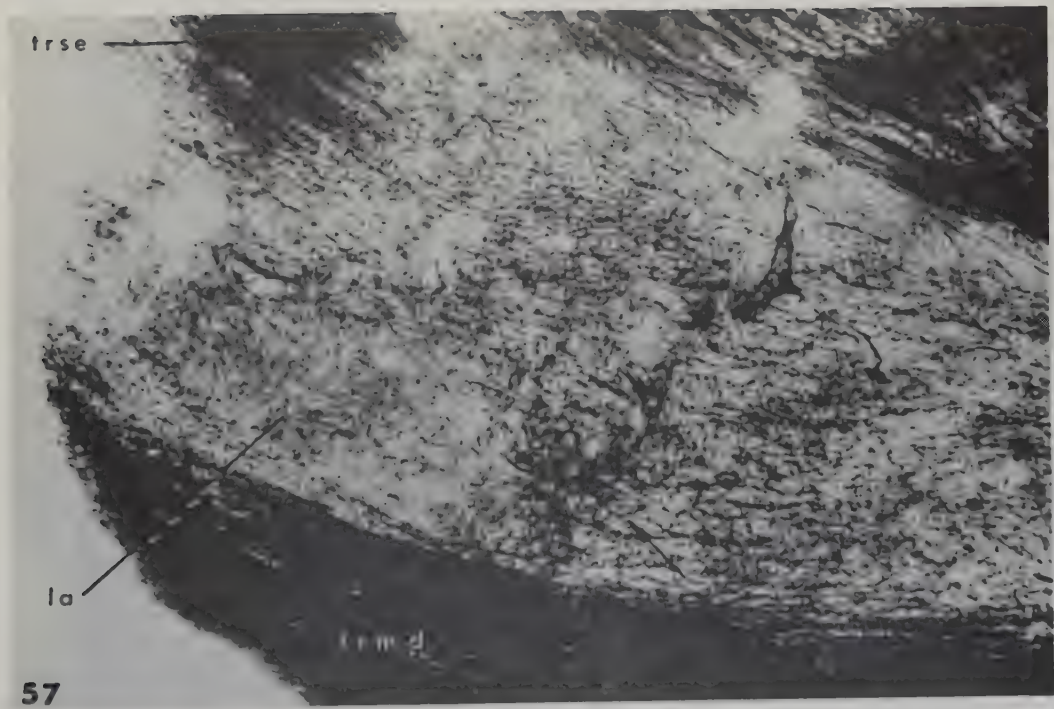
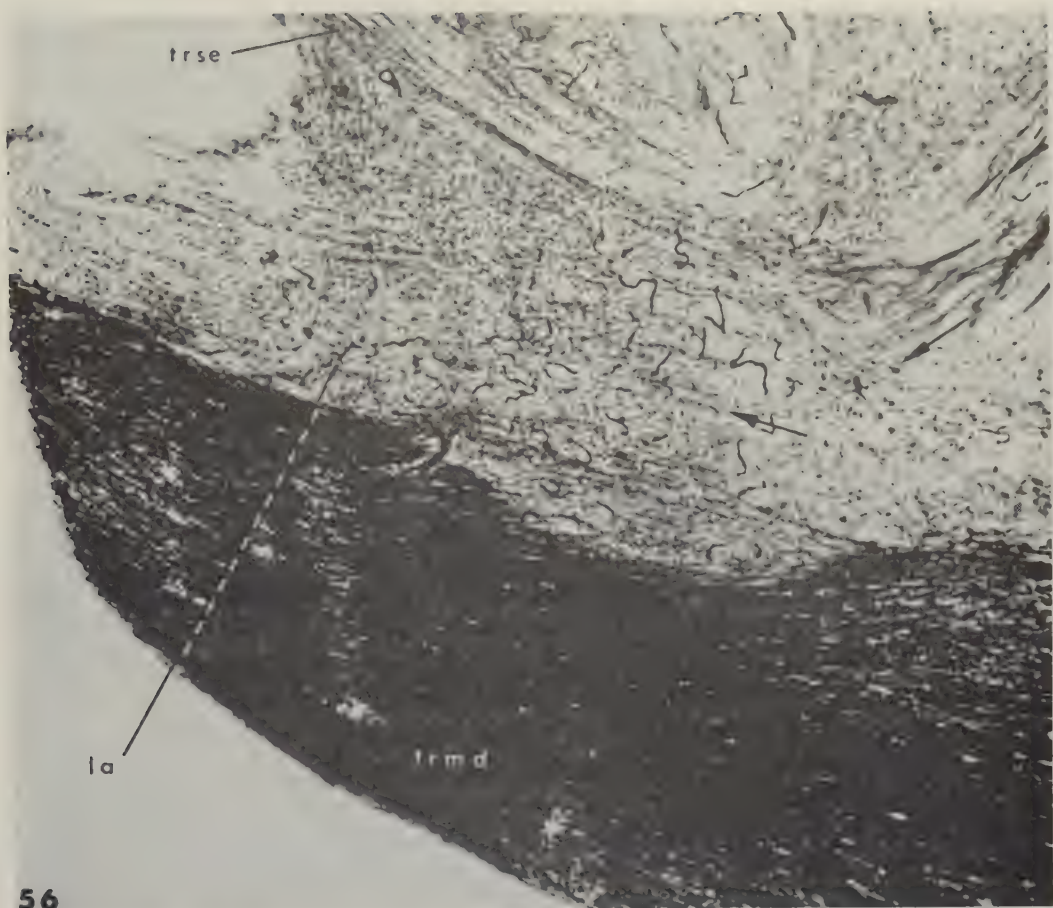
Tafel XII

Abb. 56 Ausschnitt aus einem Transversalschnitt durch das rostrale Zwischenhirn eines Wellensittiches mit den degenerierenden Fasern des Tr. opticus marginalis diencephali (trmd) und den davon abgehenden diffusen Fasern (Pfeil), die in das Zwischenhirn eindringen und die teils zum Nc. lateralis anterior (la) und teils zum Nc. opticus suprarotundus ziehen.

Färbung: Nauta, Vergr. 75 : 1

Abb. 57 Ausschnitt aus einem Transversalschnitt durch das rostrale Zwischenhirn einer chinesischen Zwergwachtel mit dem Nc. lateralis anterior (la). Die diffus ins Zwischenhirn eindringenden Fasern des Tr. opticus, die im Nc. lateralis anterior enden, bilden an der medialen Seite des Kernes ein lockeres praeterminales Netz (Pfeil). Diejenigen Fasern, die mit dem Tr. septomesencephalicus (trse) occipital ziehen, sind über dem Kern gut zu erkennen.

Färbung: Fink/Heimer, Vergr. 160 : 1



Tafel XIII

Abb. 58 Degenerierende Boutons im kontralateralen Nc. lateralis anterior der Schleiereule.

Färbung: Agduhr-Kresylechtviolett, Vergr. 1200 : 1

Abb. 59 Degenerierende Boutons im kontralateralen Nc. lateralis anterior eines Bandfinken.

Färbung: Agduhr-Kresylechtviolett, Vergr. 1200 : 1

Abb. 60 Degenerierende Boutons im kontralateralen Nc. lateralis anterior der chinesischen Zwergwachtel.

Färbung: Fink/Heimer, Vergr. 1200 : 1

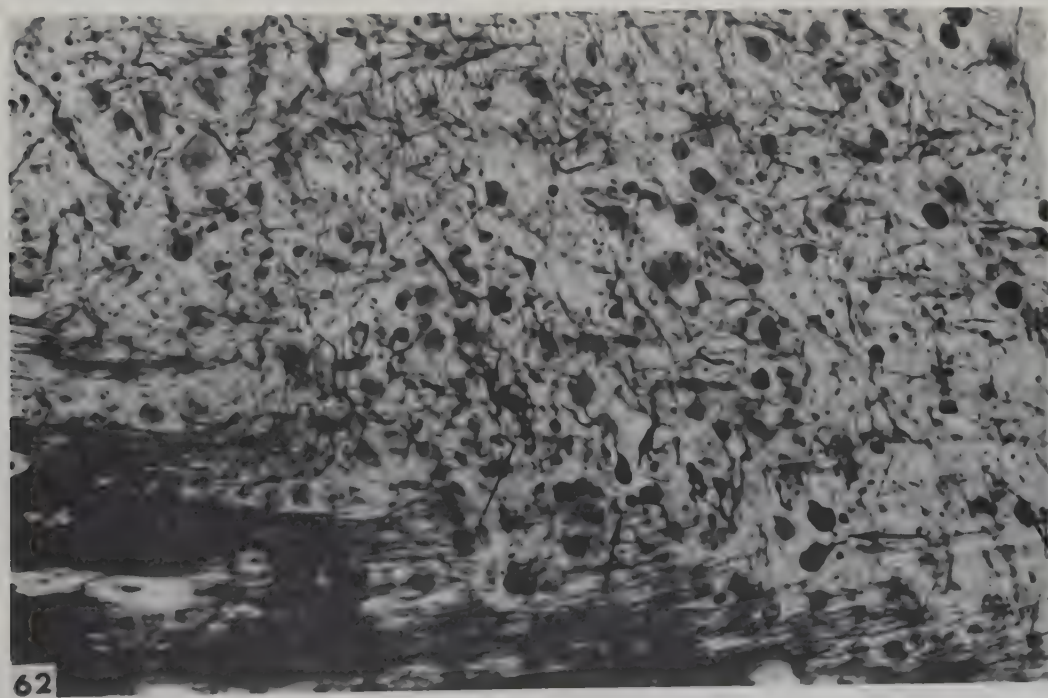
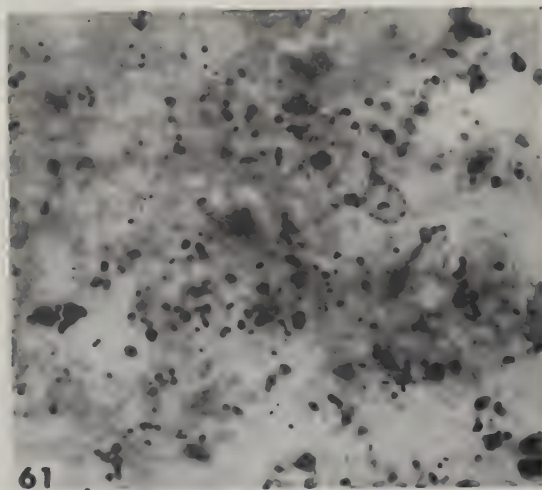
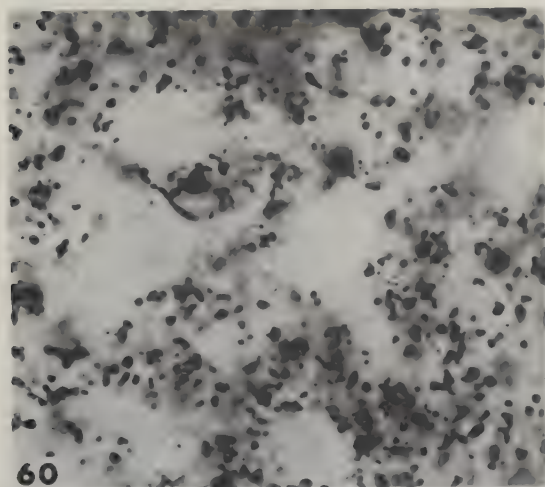
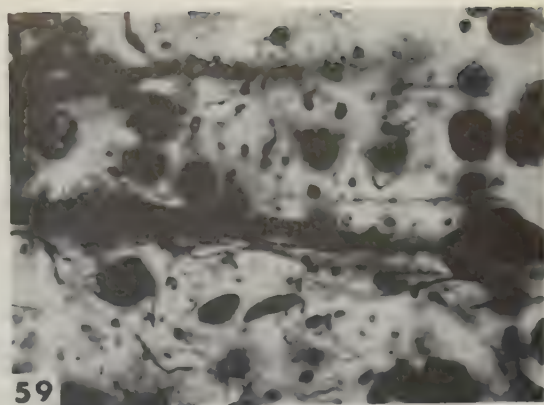
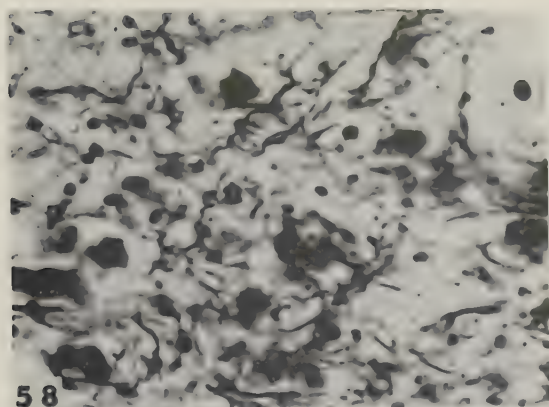
Abb. 61 Degenerierende Boutons im kontralateralen Nc. lateralis anterior eines Waldkauzes.

Färbung: Fink/Heimer, Vergr. 1200 : 1

Abb. 62 Praeterminale Schwellungen (Pfeil) degenerierender Axone des Tr. opticus, die in das kontralaterale ventrale Geniculatum eines Wellensittiches eindringen. Größere degenerierende Endkörperchen sind als kleine Endkölbchen und Ösen ebenfalls zu erkennen.

Färbung: Agduhr-Kresylechtviolett, Vergr. 640 : 1

TAFEL XIII



Tafel XIV

Abb. 63 Degenerierende Boutons im kontralateralen Nc. geniculatus lateralis ventralis einer Schleiereule, Dieser Kern enthält bei Eulen sehr wenig degenerierende Axonendkörperchen.

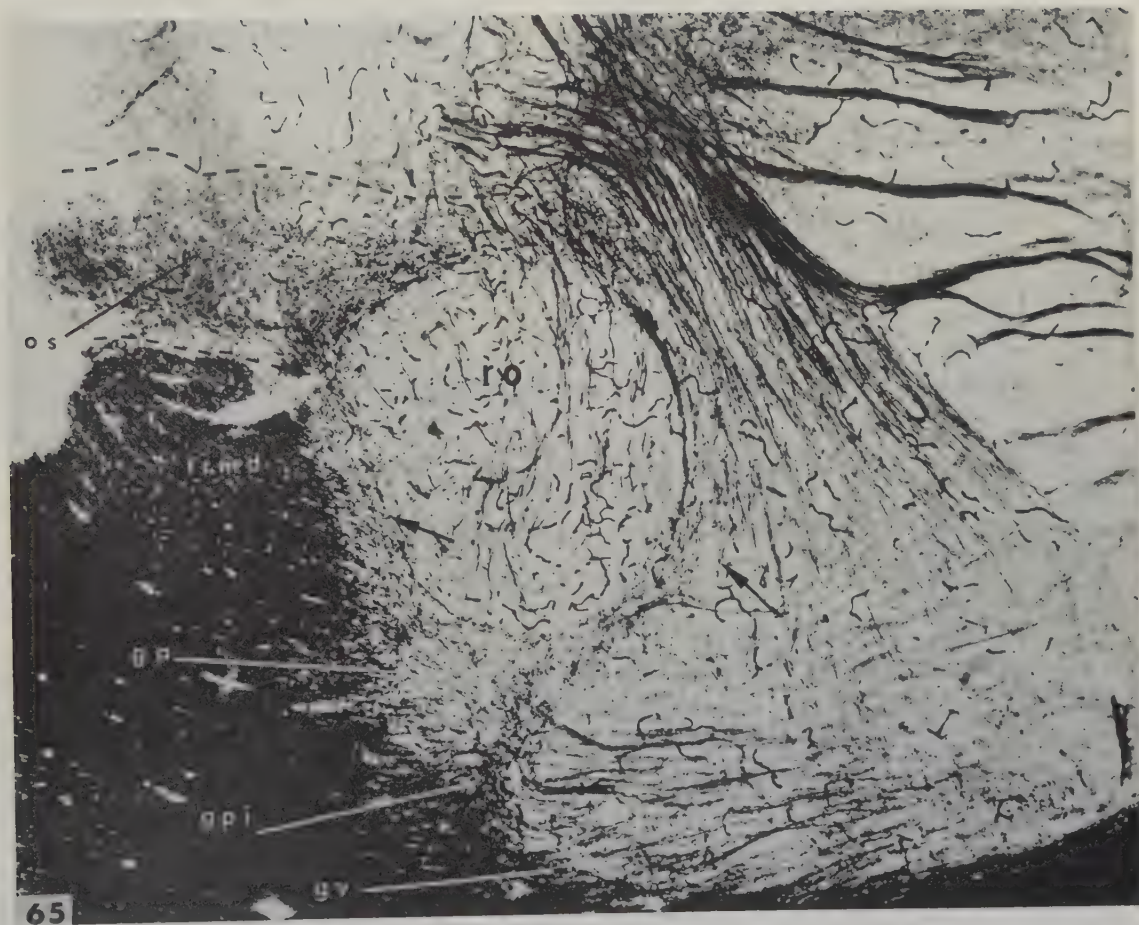
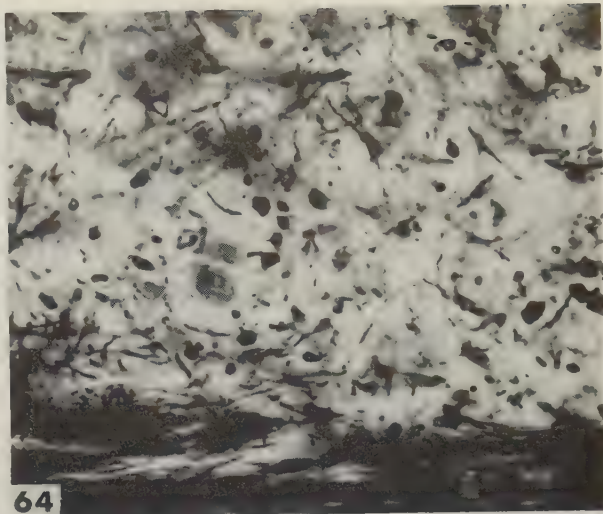
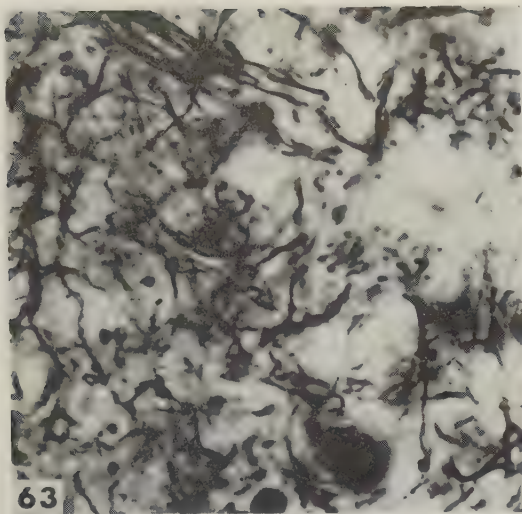
Färbung: Agduhr-Kresylechtviolett, Vergr. 1200 : 1

Abb. 64 Zahlreiche degenerierende Boutons finden sich hingegen im kontralateralen ventralen Geniculatum der Tagvögel, wie hier beim Zebrafinken.

Färbung: Agduhr-Kresylechtviolett, Vergr. 1200 : 1

Abb. 65 Transversalschnitt durch das Zwischenhirn eines Wellensittiches auf der Höhe des Nc. opticus suprarotundus (os). Degenerierende Axone des kontralateralen Tr. opticus dringen sowohl durch das ventrale Geniculatum (gv) als auch durch die Pars intercalaris (gpi) des praetectalen Geniculatum (gp) zum Nc. rotundus (ro) vor. Ohne in ihn einzudringen, ziehen sie an seiner medialen und lateralen Seite entlang (Pfeil) nach dorsal zum Nc. opticus suprarotundus, in dem sie enden. Weitere degenerierende Axone treten direkt aus dem dorsalen Tr. opticus marginalis diencephali (trmd) in den Nc. opticus suprarotundus über.

TAFEL XIV



Tafel XV

Abb. 66 A u. B Degenerierende Boutons im kontralateralen Nc. opticus suprarotundus einer chinesischen Zwergwachtel. Bild B zeigt die degenerierenden Axonendungen im großzelligeren medialen Kernabschnitt. Bild A zeigt die sehr kleinen degenerierenden Boutons in der lateralen kleinzelligen Neuropilzone.

Färbung: Agduhr-Kresylechtviolett, Vergr. 1200 : 1

Abb. 67 A u. B Degenerierende Boutons im kontralateralen Nc. opticus suprarotundus des Wellensittiches. In Abb. 67 A ist eine Neuropilinsel im lateralen Kernabschnitt dargestellt, während in Bild B eine mediale Kernzone vorgestellt wird. Auch bei diesen Tieren sind die Größenunterschiede zwischen den degenerierenden Axonendkörperchen der lateralen und der medialen Kernzone nicht zu übersehen.

Färbung: Agduhr-Kresylechtviolett, Vergr. 1200 : 1

Abb. 68 Transversalschnitt durch das Zwischenhirn einer Schleiereule in Höhe des Nc. opticus suprarotundus und seines accessorischen Kernes. Die eingezeichneten Linien sollen den Verlauf der degenerierenden optischen Fasern veranschaulichen, die zu diesem Kerngebiet ziehen.

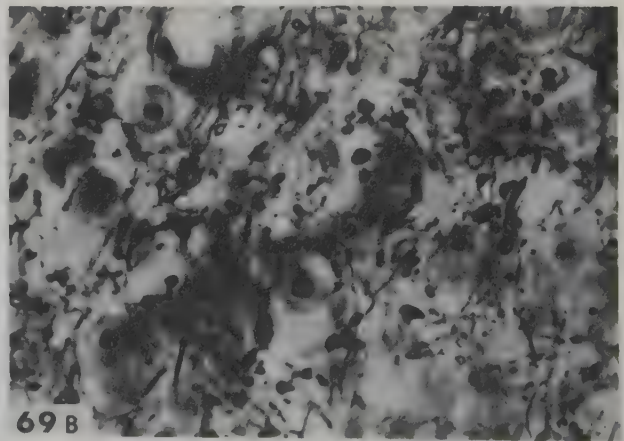
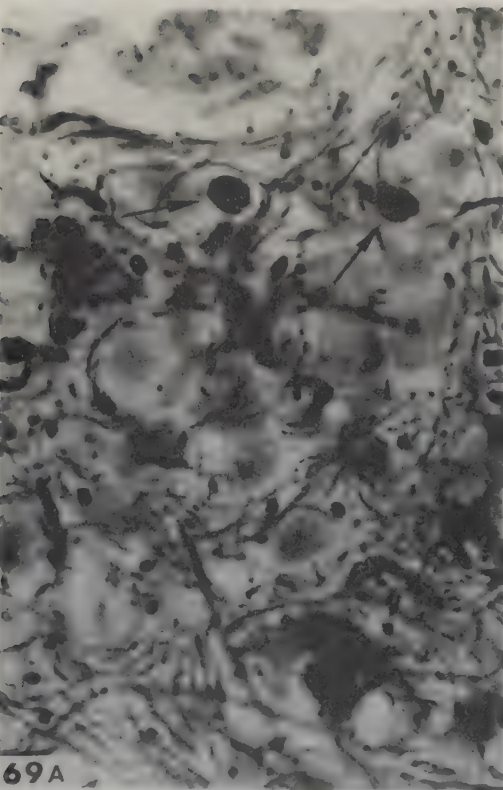
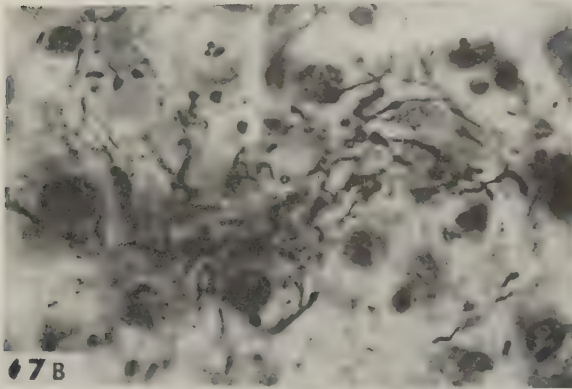
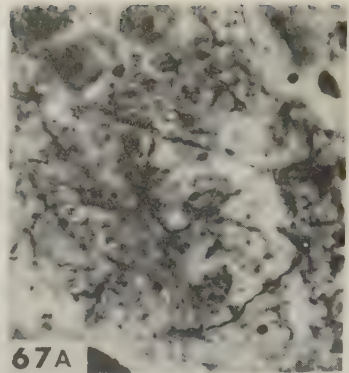
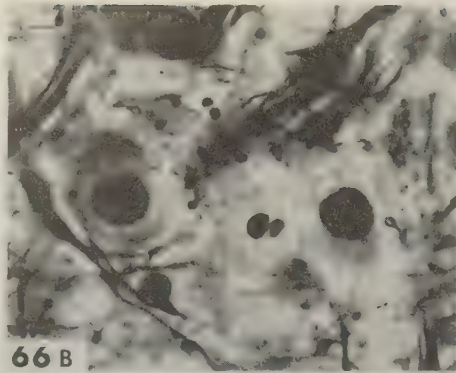
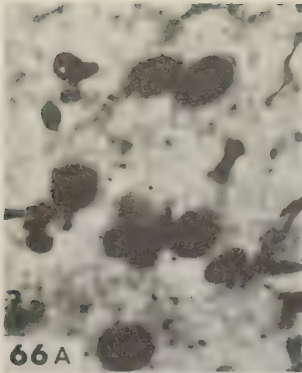
Färbung: Agduhr-Kresylechtviolett, Vergr. 30 : 1

Tafel XV

Abb. 69 A u. B Degenerierende Boutons im kontralateralen Nc. opticus suprarotundus einer Schleiereule. Abb. A zeigt die degenerierenden Endkörperchen und die Riesenendkolben (Pfeil) in der Pars principalis. Abb. B zeigt die degenerierenden Boutons im accessorischen Kern, wo sie teils zu Nestern gruppiert sind. Riesenendkolben fehlen hier.

Färbung: Agduhr-Kresylechtviolett, Vergr. 1200 :1

TAFEL XV



Tafel XVI

Abb. 70 Degenerierende Boutons in der Lamina cellularis externa des kontralateralen praetectalen Geniculatum eines Wellensittiches.

Färbung: Agduhr-Kresylechtviolett, Vergr. 1200 : 1

Abb. 71 Ausschnitt eines Transversalschnittes durch die dimesencephale Region eines Wellensittiches mit dem Nc. parageniculatus tecti optici (pg) im flachen Anschnitt, der die Versorgung des accessorischen Kernes, der Lamina cellularis medialis (lcm) mit degenerierenden Fasern des Tr. opticus (Pfeil) zeigt.

Färbung: Nauta, Vergr. 76 : 1

Abb. 72 Nc. parageniculatus tecti optici eines Bandfinken. Die degenerierenden Axone verlassen den Tr. opticus fast rechtwinkelig und dringen in den Kern ein. Die mediale Zone (Pfeil) ist fast frei von degenerierenden Axonbruchstücken, obgleich sie in den Agduhr-Schnitten dicht mit degenerierenden Boutons angefüllt erscheint.

Färbung: Nauta, Vergr. 120 : 1

Abb. 73 Degenerierende visuelle Fasern (Pfeil) ziehen vom Tr. opticus tegmenti (trtg) zum hinteren Abschnitt der Lamina cellularis medialis (lcm) des Nc. parageniculatus tecti optici (pg). Marchi-Präparat vom Gehirn eines Huhnes mit partieller Retinazerstörung.

Vergr. 30 : 1

Abb. 74 Degenerierende Boutons in der äußeren Zellschicht des Nc. parageniculatus tecti optici eines Wellensittiches.

Färbung: Agduhr-Kresylechtviolett, Vergr. 1200 : 1

Tafel XVI

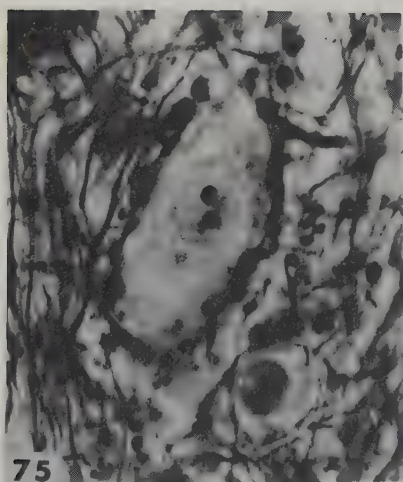
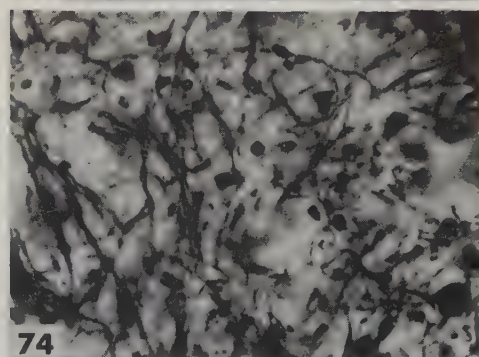
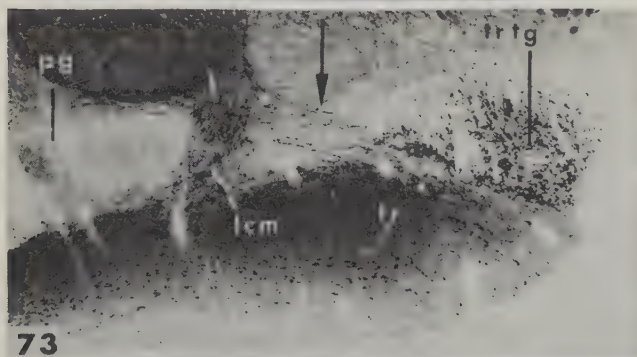
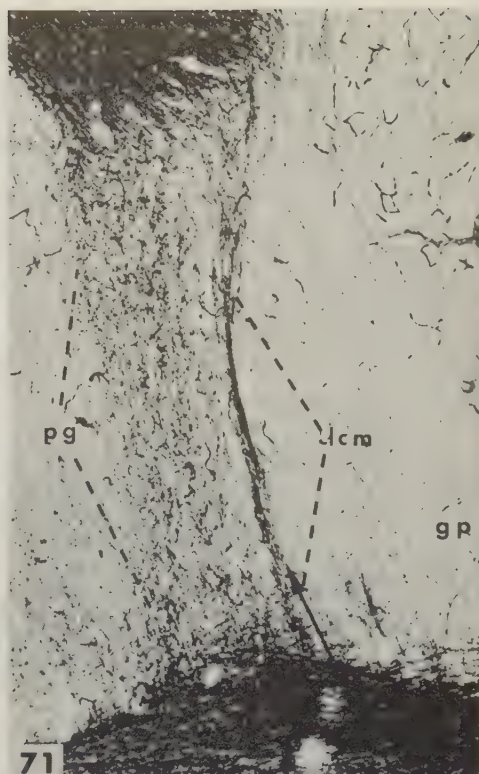
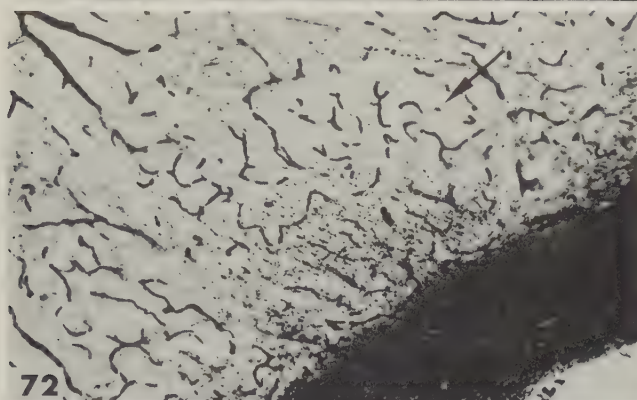
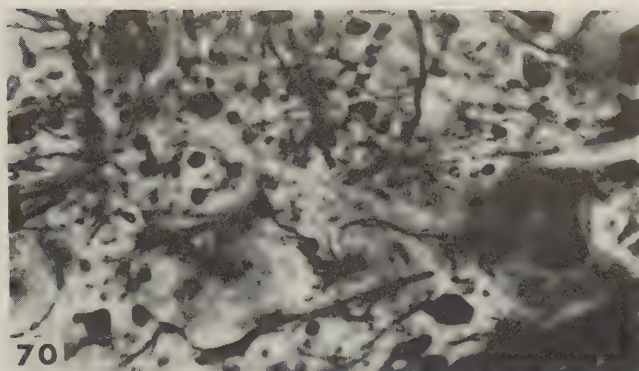
Abb. 75 Degenerierende Boutons im accessorischen Kern des Parageniculatum, der Lamina cellularis medialis, einer Schleiereule. Viele der degenerierenden Axonendkörperchen liegen am Perikaryon und den Dendritenabgangsstellen der großen Zellen.

Färbung: Agduhr-Kresylechtviolett, Vergr. 1200 : 1

Abb. 76 Ausschnitt aus einem Transversalschnitt durch die praetectale region eines Bandfinken. Die degenerierenden Fasern, die zur visuellen Region des Nc. areae praetectalis ziehen (Pfeil), kommen zum Teil aus dem dorsomedialen Rand des Tr. opticus marginalis tecti (1) und zum Teil, vor allem bei den Passeriformes, aus dem Tr. isthmo-opticus (tri).

Färbung: Nauta, Vergr. 120 : 1

TAFEL XVI



Tafel XVII

- Abb. 77 Degenerierende Boutons im visuellen Abschnitt des Hc. areae praetectalis eines Bandfinken.
Färbung: Agduhr-Kresylechtviolett, Vergr. 1200 : 1
- Abb. 78 Degenerierende Boutons im Zentrum des visuellen Abschnittes des Hc. areae praetectalis einer Schleiereule.
Färbung: Agduhr-Kresylechtviolett, Vergr. 1200 : 1
- Abb. 79 Degenerierende Axonendkörperchen in der visuellen Region des Hc. areae praetectalis eines Waldkauzes.
Färbung: Fink/Heimer, Vergr. 1200 : 1
- Abb. 80 Ausschnitt aus einem ventralen Segment des kontralateralen Tectum opticum eines Wellensittiches. Die verdickte ventromediale erste Schicht besteht überwiegend aus Axonbruchstücken des degenerierenden Tr. opticus marginalis tecti. Von hier aus dringen die Axone in die darunterliegenden Schichten ein, wobei sich in den Schichten drei und vier ein Faserreticulum bildet, während in den Schichten fünf und sechs nur radial ausgerichtete degenerierende Axone zu beobachten sind.
Färbung: Nauta, Vergr. 192 : 1
- Abb. 81 Ausschnitt aus einem ventrolateralen Abschnitt des Tectum opticum eines Bandfinken mit einer Anzahl optischer Fasern und ihrer Endkörbe, wobei letztere überwiegend in der Schicht fünf a liegen.
Färbung: Golgiimprägnation, Vergr. 97 : 1

Tafel XVII

Abb. 82 Zeigt die Bildung eines Axonendkörbchens einer Faser des Tr. opticus in der vierten Schicht des Tectum opticum eines Bandfinken.

Färbung: Golgiimprägnation, Vergr. 246 : 1

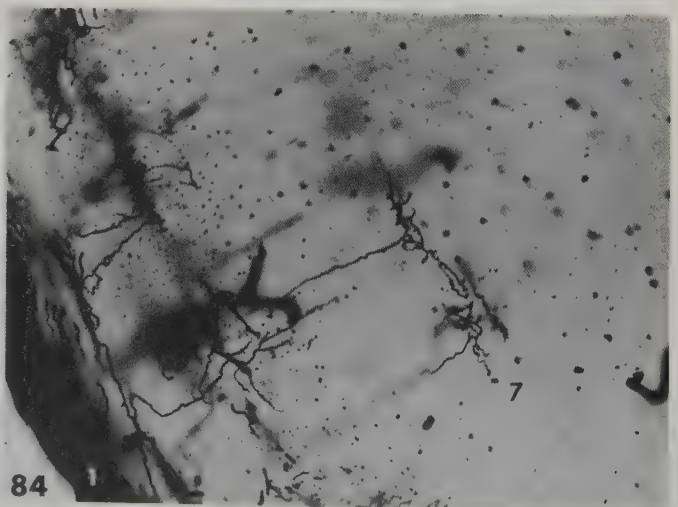
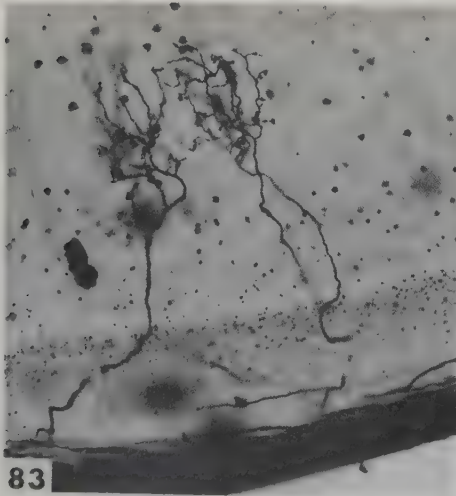
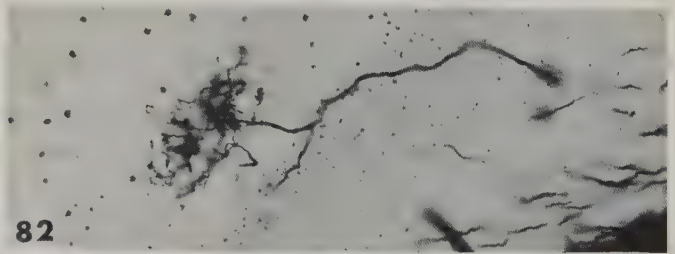
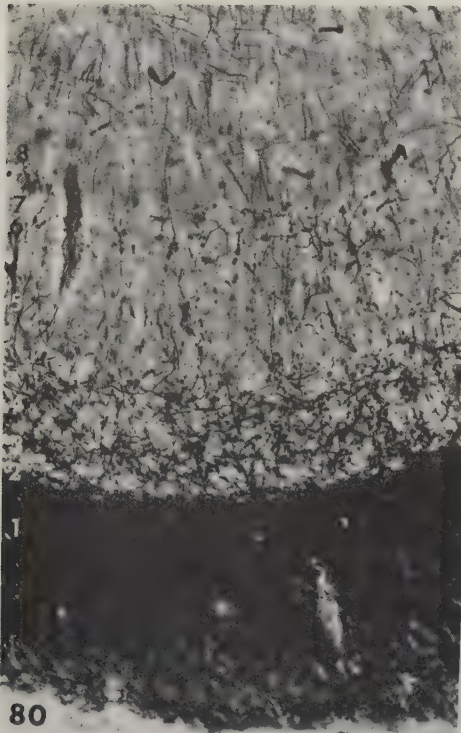
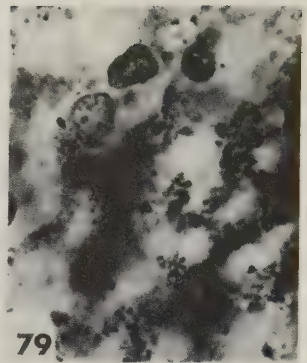
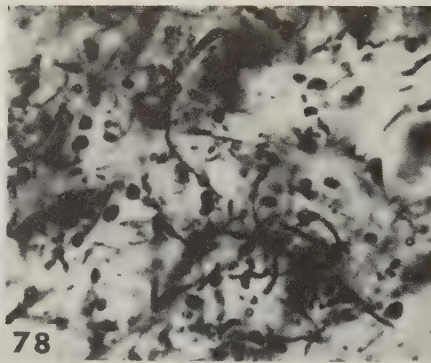
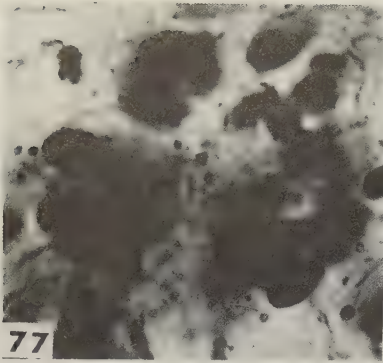
Abb. 83 Axone aus dem Tr. opticus eines Bandfinken, die in der fünften Schicht enden. Das linke Axon bildet einen Endkorb, der mit seinen Endknöpfchen die ganze fünfte Schicht in radialer Richtung durchsetzt, während die rechten beiden Axone ihre Endverzweigungen hauptsächlich in einer Region bilden, die der Schicht fünf b entspricht.

Färbung: Golgiimprägnation, Vergr. 246 : 1

Abb. 84 Axone aus dem Tr. opticus marginalis tecti (1), die unter T-förmiger Aufspaltung ihres Axons die Endverzweigungen in der siebenten Schicht bilden.

Färbung: Golgiimprägnation, Vergr. 246 : 1

TAFEL XVII



Tafel XVIII

Abb. 85 Ausschnitt aus einem lateralen Abschnitt des Tectum opticum eines Wellensittiches mit degenerierenden Boutons. Die Zahlen markieren die Schichten. Weitere Erläuterungen siehe Text Seite 70 und 71.

Färbung: Agduhr-Kresylechtviolett, Vergr. 512 : 1

Abb. 86 Ausschnitt aus einem lateralen Abschnitt des Tectum opticum einer chinesischen Zwergwachtel. Die degenerierenden Axonbruchstücke und Boutons bilden bei dieser Vergrößerung eine körnige Masse, die die tectalen Schichten zwei bis einschließlich sieben füllt.

Färbung: Fink/Heimer, Vergr. 154 : 1

Abb. 87 Der Ausschnitt aus einem Transversalschnitt durch die hintere Chiasmaregion eines Haushuhnes mit einseitiger partieller Retinazerstörung zeigt die Bildung des Tr. opticus tegmenti (trtg), die unmittelbar nach der Kreuzung der optischen Fasern erfolgt.

Färbung: Marchi-Färbung, Vergr. 30 : 1

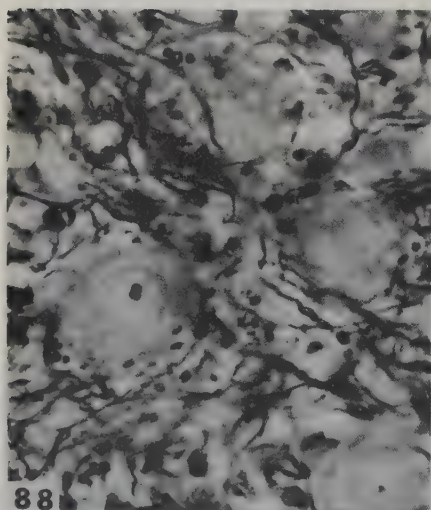
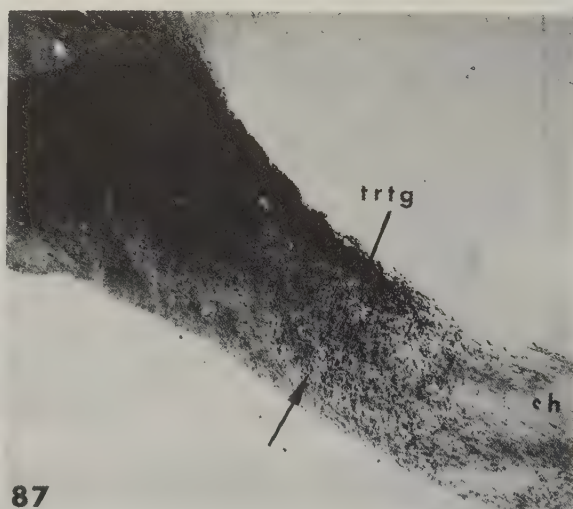
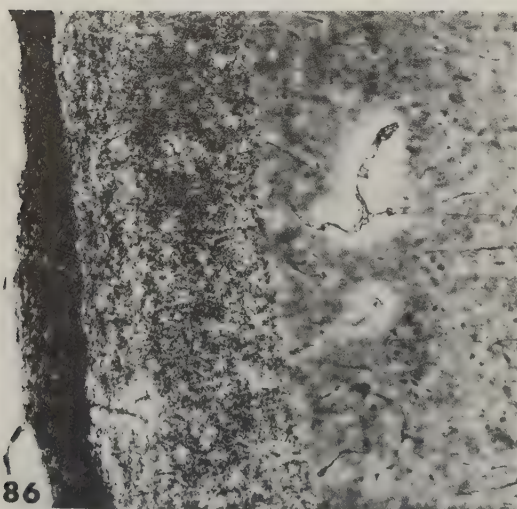
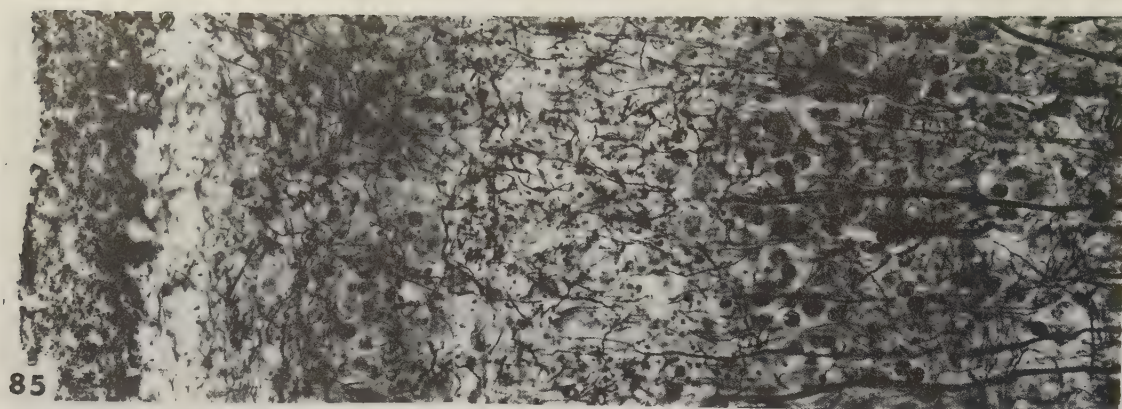
Abb. 88 Degenerierende Boutons im Nc. opticus tegmenti eines Wellensittiches.

Färbung: Agduhr-Kresylechtviolett, Vergr. 1200 : 1

Abb. 89 Fasern des Tr. isthmo-opticus (Pfeil) nach ihrem Austritt aus dem Nc. isthmo-opticus (io) beim Bandfinken, die das Erscheinungsbild einer retrograden Faserdegeneration bieten.

Färbung: Nauta, Vergr. 120 : 1

TAFEL XVIII



8. Literaturverzeichnis

- ADAMO, N. J. (1967): Connections of afferent fibers from hyperstriatal areas in chicken, raven and lovebirds.
J. Comp. Neur. 131, p. 337-356
- ADAMO, N. J. and R. L. KING (1967): Evoked responses in the chicken telencephalon to auditory, visual, and tactile stimulation. Exp. Neurol. 17, p. 498-504
- ARIENS KAPPERS, C. U. (1947): Anatomie Comparée du Système Nerveux.
Paris
- ARIENS KAPPERS, C. U., G. C. HUBER and E. C. CROSBY (1936): The Comparative Anatomy of the Nervous System of Vertebrates, including Man.
New York
- ARMSTRONG, J. A. (1950): An experimental study of the visual pathways in a reptile (*Lacerta vivipara*).
J. Anat. (Lond.) 84, p. 146-167
- ARMSTRONG, J. A. (1951): An experimental study of the visual pathways in a snake (*Natrix natrix*).
J. Anat. (Lond.) 85, p. 275-288
- BINGGELI, R. L. and W. J. PAULE (1969): The pigeon retina. Quantitative aspects of the optic nerve and ganglion cell layer.
J. Comp. Neur. 137, p. 1-8
- COBB, ST. (1963): Notes on the avian optic lobe. (Tectum and nucleus mesencephalicus lateralis).
Brain 86, 363-372
- COBB, ST. (1964): A comparison of the size of an auditory nucleus (n. mesencephalicus lateralis, pars dorsalis) with the size of the optic lobe in twenty-seven species of birds.
J. Comp. Neur. 122, p. 271-280

- COWAN, W. H., L. ADAMSON and T. P. S. POWELL (1961):
An experimental study of the avian visual
system.
J. Anat. (Lond.) 95, p. 545-563
- COWAN, W. H. and T. P. S. POWELL (1963): Centrifugal
fibres in the avian visual system.
Proc. roy. Soc. B. 158, p. 232-252
- DAVENPORT, H. A. and C. M. COMBS (1954): Golgi's dichromate-
silver method. 3. Chromating fluid.
Stain Techn. 29, p. 165-173
- DOWLING, J. E. and W. H. COWAN (1966): An electron micro-
scope study of normal and degenerating centri-
fugal fiber terminals in the pigeon retina.
Z. Zellforsch. 71, p. 14-28
- FINK, R. P. and L. HEIMER (1967): Two methods for selec-
tive silver impregnation of degenerating
axons and their synaptic endings in the cen-
tral nervous system.
Brain Research 4, p. 369-374
- HARTWIG, H. G. (1970): Das visuelle System von *Zonotrichia*
leucophrys gambeli. Neurohistologische Stu-
dien auf experimenteller Grundlage.
Z. Zellforsch. 106, p. 556-583
- HIRSCHBERGER, W. (1966): Experimentelle Studie über die
visuelle Projektion beim Waldkauz (*Strix*
aluco). - Arbeitstg. Max Planck-Inst. Hirn-
forschg. 10.12.65.
Zbl. ges. Neurol. Psychiat. 135, p. 524-525
- HIRSCHBERGER, W. (1967): Histologische Untersuchungen an
den primären visuellen Zentren des Eulengehir-
nes und der retinalen Repräsentation in ihnen.
J. Orn. 108, p. 187-202

- HUBER, G. C. and E. C. CROSBY (1926): On thalamic and tectal nuclei and fiber paths in the brain of the American alligator.
J. Comp. Neur. 40, p. 98 - 2 - 24
- HUBER, G. C. and E. C. CROSBY (1929): The nuclei and fiber paths of the avian diencephalon with consideration of telencephalic and certain mesencephalic centers and connections.
J. Comp. Neur. 48, p. 1-225
- KARTEN, H. J. and W. HODOS (1967): A Stereotaxic Atlas of the Brain of the Pigeon (*Columba livia*).
Baltimore
- KARTEN, H. and W. J. H. NAUTA (1968): Organization of retinothalamic projections in the pigeon and owl.
Anat. Rec. 160, p. 373
- KARTEN, H. J. and A. M. REVZIN (1969): The afferent connections of the nucleus rotundus in the pigeon.
Brain Research 2, p. 368-377
- KARTEN, H. J. and W. HODOS (1970): Telencephalic projections of the nucleus rotundus in the pigeon (*Columba livia*).
J. Comp. Neur. 140, p. 35-52.
- KÖNIG, C. (1969): Die Eulen.
in: Grzimeks Tierleben. Bd. 8, Vögel 2.
Kindler Verlag Zürich
- KUHLENBECK, H. (1937): The ontogenetic development of the diencephalic centers in a bird's brain (chick) and comparison with the reptilian and mammalian diencephalon.
J. Comp. Neur. 66, p. 23-75

- KUHLENBECK, H. (1939): The development and structure of the pretectal cell masses in the chick.
J. Comp. Neur. 71, p. 361-387
- MC GILL, J. L., T. P. S. POWELL and W. M. COWAN (1966):
The retinal representation upon the optic tectum and isthmo-optic nucleus in the pigeon.
J. Anat. 100, p. 5-33
- MC GILL, J. I., T. P. S. POWELL and COWAN, W. M. (1966):
The organization of the projection of the centrifugal fibres to the retina in the pigeon.
J. Anat. 100, p. 35-49
- MEBS, TH. (1966): Eulen und Käuze. Strigidae.
Stuttgart
- NAUTA, W. J. H. (1957): in: New Research Techniques of Neuroanatomy.
Ed W. F. Windle, Springfield, 111
- PERLIA, R. (1889): Über ein neues Opticuscentrum beim Huhne.
v. Graefe's Arch. Ophthalmologie 35, p. 20-24
- POLYAK, S. (1957): The Vertebrate Visual System.
Chicago.
- PORTMANN, A. and W. STINGELIN (1961): in: Biology and Comparative Physiology of Birds VI. 2.
Ed. A. J. Marshall, New York
- POWELL, T. P. S. and W. M. COWAN (1961): The thalamic projection upon the telencephalon in the pigeon (*Columba livia*).
J. Anat. (Lond.) 95, p. 78-109

- PRITZ, M. B., W. R. MEAD and R. G. NORTHCUTT (1970): The effect of Mulsst ablation on color, brightness and pattern discrimination in pigeons (*Columba livia*).
J. Comp. Neur. 140, p. 81-100
- RAMON Y CAJAL, S. (1911): Histologie du Système Nerveux de l'Homme et des Vertébrés.
Paris
- RAMON Y CAJAL, P. (1943): Lóbulos ópticos de las aves.
Trab. Inst. Cajal Invest. biol. 35, p. 3-20
- RAMON-MOLINER, E. (1958): A tungstate modification of the Golgi-Cox method.
Stain Techn. 33, p. 19-29
- RENDahl, H. (1924): Embryologische und morphologische Studien über das Zwischenhirn beim Huhn.
Acta Zool. 5, p. 241-344
- ROBERT, F. and M. CUENOD (1969): Electrophysiology of the intertectal commissures in the pigeon.
1. Analysis of the pathways.
Exp. Brain Res. 9, p. 116-122
- ROMEIS, B. (1948): Mikroskopische Technik.
Leibniz Verlag München
- SIOU, G. (1963): Changements morphologiques des neurones colliculaires consecutifs à l'énucleation oculaire chez le lapin nouveau-ne.
Arch. Anat. Micr. Morph. Exp. 52, p. 53-73
- WALLENBERG, A. (1898): Das mediale Opticusbündel der Taube.
Neurol. Centralbl. 17, p. 532-537

Lebenslauf

Am 2. September 1927 wurde ich als Sohn des Feilenfabrikanten Wolfgang Hirschberger und seiner Ehefrau Genoveva, geb. Schuster, in Erding in Oberbayern geboren. Von 1934 bis 1939 besuchte ich die Volksschule in Erding. 1939 wurde ich in die Oberschule in Freising aufgenommen, die ich 1940 verließ, um in die neugegründete Aufbauschule in Erding überzutreten.

Im September 1943 wurde ich zum Dienst als Luftwaffenhelfer herangezogen, den ich bis zum September 1944 leistete. Anschließend wurde ich zum RAD verpflichtet und Anfang Januar 1945 zur Wehrmacht eingezogen, aus der ich nach Gefangennahme durch die US-Armee im Juni 1945 entlassen wurde. Im November 1945 trat ich in die Oberrealschule von Erding ein und legte 1947 die Reifeprüfung mit Erfolg ab.

Von August 1947 bis April 1948 war ich bei dem Studentischen Aufbaudienst der Universität München beschäftigt. Von 1948 bis 1952 studierte ich an der Universität München Zoologie mit den Nebenfächern Botanik und medizinische Bakteriologie. Von 1952 bis 1956 war ich dann am Zoologischen Institut der Universität München tätig.

1956 erhielt ich von Prof. Scholz ein Stipendium und einen Arbeitsplatz am Hirnpathologischen Institut der Deutschen Forschungsanstalt für Psychiatrie in München. Das Arbeitsgebiet umfaßte licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen über den Sauerstoffmangel im Gehirn sowie Untersuchungen über die Wirkung ionisierender Strahlen auf das ZNS. 1958 folgte ich einem Angebot von Prof. v. Holst, am Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie in Seewiesen, ein neurohistologisches Labor einzurichten. Zugleich arbeitete ich noch bis 1961 als Gast am Neuropathologischen Institut der Deutschen Forschungsanstalt in München. 1960 wurde ich von Prof. v. Holst als wissenschaftlicher Assistent am Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie angestellt.

Um meine hirnanatomischen Kenntnisse zu erweitern, ging ich 1962 zu Prof. Hassler an die Hirnanatomische Abteilung des Max-Planck-Institutes für Hirnforschung nach Freiburg und dann nach Frankfurt, wo ich seither als wissenschaftlicher Angestellter tätig bin.

Von 1964 bis 1965 studierte ich noch an der Universität Frankfurt die Fächer Zoologie, Botanik und Neuropathologie.

Verzeichnis meiner akademischen Lehrer

Prof. Dr. Beutler	Zoologie
Prof. Dr. Braun	Bakteriologie
Prof. Dr. Burkhardt	Zoologie
Prof. Dr. Egle	Botanik
Prof. Dr. Fiedler	Zoologie
Prof. Dr. v. Frisch	Zoologie
Prof. Dr. Gerlach	Physik
Prof. Dr. Gessner	Botanik
Prof. Dr. Hahn	Physiolog. Chemie
Prof. Dr. v. Holst	Zoologie
Prof. Dr. Jacobs	Zoologie
Prof. Dr. Kahmann	Zoologie
Prof. Dr. Koch	Zoologie
Prof. Dr. Kramp	Anthropologie
Prof. Dr. Krücke	Neuropathologie
Prof. Dr. Lindauer	Zoologie
Prof. Dr. Novikoff	Zoologie
Prof. Dr. Renner	Botanik
Prof. Dr. Romeis	Histologie u. Mikrotechnik
Prof. Dr. Rüchard	Physik
Prof. Dr. Schmidt	Organ. Chemie
Prof. Dr. Scholz	Neuropathologie
Prof. Dr. Wagner	Physiologie
Prof. Dr. Wallraff	Mikrotechnik
Prof. Dr. Wiberg	Anorgan. Chemie

